

***Mysis relicta* (LOVÉN)**  
**im pelagischen Nahrungsnetz des Breiten Luzins**

D i s s e r t a t i o n  
zur Erlangung des akademischen Grades  
doctor rerum agriculturalarum  
(Dr. rer. agr.)

eingereicht an der  
Landwirtschaftlich-Gärtnerischen Fakultät  
der Humboldt-Universität zu Berlin

von  
Dipl.-Biol. Julia Scharf  
geboren am 20.04.1974 in Braunschweig

Präsident  
der Humboldt-Universität zu Berlin  
Prof. Dr. Christoph Marksches

Dekan der  
Landwirtschaftlich-Gärtnerischen Fakultät  
Prof. Dr. Dr. h. c. Otto Kaufmann

Gutachter:

1. Prof. Dr. R. Koschel
2. Prof. Dr. N. Walz
3. Prof. Dr. A. Martens

Tag der mündlichen Prüfung: 24. April 2007

Die vorliegende Dissertation wurde am  
Leibniz-Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei,  
Abteilung Limnologie Geschichteter Seen,  
Alte Fischerhütte 2, 16775 Stechlin-Neuglobsow angefertigt.

Die Studie war eingegliedert in das Projekt:

„Voruntersuchung zum Erprobungs- und Entwicklungsvorhaben: Schutz der gefährdeten  
glazialen Reliktfauna der nährstoffarmen Feldberger Seen durch einen ganzheitlichen  
Gewässerschutz (REFUG)“,

gefördert vom:

Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit (BMU), vertreten durch  
das Bundesamt für Naturschutz (BfN),  
und dem Umweltministerium Mecklenburg Vorpommern.

## **Zusammenfassung**

Gegenstand dieser Arbeit war die Untersuchung der Rolle der Schwebegarnele *Mysis relicta* im pelagischen Nahrungsnetz des Breiten Luzins unter besonderer Berücksichtigung der trophischen Interaktionen zur Kleinen Maräne *Coregonus albula*.

Ein Hauptaspekt dabei war die Betrachtung der Bestandsituation und der räumlich-zeitlichen Verteilung von *M. relicta*, *C. albula* und dem Zooplankton. Dafür wurden zwischen Juli 2001 und November 2002 umfangreiche Freilanduntersuchungen in den Feldberger Seen, insbesondere im Breiten Luzin, durchgeführt. Im Zentrum standen die aktuelle Verbreitung und Abundanz von *M. relicta* in Bezug auf den trophischen Status der Gewässer sowie die vertikalen Verteilungsmuster und die Populationsdynamik der Art. Außerdem erfolgten eine Aufnahme der Bestandsgröße und der Tag-Nacht-Verteilung von *C. albula* und dem Zooplankton.

Es zeigte sich, dass *M. relicta* im Vergleich zu den 1980er Jahren weiträumiger im Feldberger Seengebiet verbreitet war und in den untersuchten Gewässern teilweise wieder hohe Dichten aufwies. Dies war auf die Verbesserung der Wasserqualität der Seen zurückzuführen. Die Abundanz, die räumlich-zeitliche Verteilung und die Populationsdynamik von *M. relicta* war mit natürlich reproduzierenden Beständen anderer Seen vergleichbar. Aufgrund gleichartiger Verteilungsmuster von *M. relicta* und *C. albula* kam es zu starken räumlichen Überlappungen beider Populationen. Dadurch war *M. relicta* als ein möglicher Nahrungsorganismus für *C. albula* ständig potentiell verfügbar.

Als weiterer Schwerpunkt wurden die trophischen Beziehungen im pelagischen Nahrungsnetz des Breiten Luzins untersucht. Hierfür fanden die Probennahmen im April, Juli und Oktober 2002 statt. Wesentliche Analysen betrafen die Nahrungszusammensetzung und Selektivität von *M. relicta* und *C. albula*. Ergänzend dazu stand die Ermittlung der Aufnahmeraten verschiedener Nahrungsorganismen durch *M. relicta* in Laborexperimenten. Zusätzlich erfolgte eine Bestimmung der Fettsäurezusammensetzung von *M. relicta* und *C. albula* sowie dem Zooplankton und Phytoplankton/Seston. Abschließend wurden Berechnungen zur Effizienz des Energietransfers zwischen den verschiedenen trophischen Niveaus im Nahrungsnetz durchgeführt.

Das Nahrungsspektrum von *M. relicta* zeigte die vorwiegende Nutzung von Organismen des Zoo- und Phytoplanktons mit hohen Dichten im Gewässer. Daneben konnte aber auch eine grundsätzliche Präferenz für Cladocera ermittelt werden. Aus den *in vitro* ermittelten

## ZUSAMMENFASSUNG

Ingestionsraten wurde für die Situation im natürlichen Habitat abgeleitet, dass die vorhandene Population von *M. relicta* einen starken Fraßdruck auf das Zooplankton ausüben kann. In Kombination mit einer weitreichenden Überschneidung der zooplanktischen Beutespektren von *M. relicta* und *C. albula*, führte dies zu einer starken Nahrungskonkurrenz zwischen beiden Arten. Demgegenüber bildete *M. relicta* insbesondere bei geringer Verfügbarkeit des Zooplanktons große Anteile in der Ernährung von *C. albula* aus. Außerdem wurde sie von *C. albula* im gesamten Untersuchungszeitraum stark positiv selektiert. Die Fettsäuremuster der Organismen aller betrachteten trophischen Niveaus waren sich insgesamt sehr ähnlich. Dies deutet darauf hin, dass die Fettsäurezusammensetzung der Organismen überwiegend durch ihre Nahrung und somit durch das jeweilig niedrigere trophische Niveau beeinflusst wurde. Daher unterschied sich das Fettsäuremuster von *M. relicta* nicht wesentlich von dem des Zooplanktons. Demzufolge konnte die Nutzung von *M. relicta* als Nahrungsorganismus nicht durch das Auftreten spezifischer Fettsäuren im Fettsäuremuster von *C. albula* nachgewiesen werden. Der spezifische Fettsäuregehalt von *C. albula* war jedoch verglichen mit dem des Zooplanktons relativ gering, was möglicherweise mit der zusätzlichen Aufnahme von *M. relicta* zusammenhing. Mit Blick auf das niedrigste und höchste untersuchte trophische Niveau entsprach die Energieübertragung im Nahrungsnetz des Breiten Luzins insgesamt der in allgemeinen Modellen angenommenen Transfereffizienz von 10 % zwischen benachbarten trophischen Ebenen. Für dazwischen liegende Ebenen wurden jedoch auch größere Abweichungen von diesen theoretischen Annahmen bestimmt. Das war größtenteils auf die Existenz von *M. relicta* zurückzuführen. Durch ihre omnivore Ernährungsweise einerseits sowie durch ihre Rolle als Beuteorganismus für *C. albula* andererseits schafft die Art zusätzliche und vielfältige Verbindungen zwischen den einzelnen trophischen Ebenen im Nahrungsnetz.

Schlussfolgernd lässt sich sagen, dass *M. relicta* sowohl einen top-down als auch einen bottom-up Regulator im Nahrungsnetz darstellt. Als Konsument und Räuber des Phyto- und Zooplanktons beeinflusst sie die niedrigeren trophischen Niveaus, während sie durch ihre Doppelrolle als Beuteorganismus und Nahrungskonkurrent von *C. albula* Auswirkungen auf die höheren trophischen Ebenen hat. Insgesamt nimmt die Population von *M. relicta* einen weitreichenden Einfluss auf die Strukturierung und den Energietransfer des Nahrungsnetzes im Breiten Luzin, wodurch ihr Vorkommen für das Gewässer von besonderer Bedeutung ist.

## Abstract

The aim of this study was to investigate the trophic role of the opossum shrimp *Mysis relicta* in the pelagic food web of Lake Breiter Luzin (Germany) with special focus on trophic interactions with European cisco *Coregonus albula*.

First, population size and temporal and spatial distribution of *M. relicta*, *C. albula* and zooplankton were considered. Between July 2001 and November 2002 extensive field work was carried out in the Feldberg Lake District, particularly in Lake Breiter Luzin. Focal points were the spatial distribution and abundance of *M. relicta* in relation to the trophic status of the lakes as well as diurnal vertical distribution patterns and life history characteristics. Furthermore, abundance and vertical distribution of *C. albula* and zooplankton were investigated.

As a result of improved water quality the current study showed a wider distribution and enhanced abundances of *M. relicta* in the Feldberg Lake District than investigations in the 1980s suggested. Moreover, abundance, spatial and temporal distribution, and population dynamics of *M. relicta* in Lake Breiter Luzin were in accordance with mysid stocks of other lakes. Due to similar diurnal vertical distribution patterns of *M. relicta* and *C. albula* there was a great spatial overlap between both populations. Thus, *M. relicta* provided a potential food resource for *C. albula* at all times.

Secondly, trophic interactions in the pelagic food web of Lake Breiter Luzin were examined. Sampling took place in April, July and October 2002. The main task was the investigation of the food composition and feeding selectivity of *M. relicta* and *C. albula*. In addition, feeding rates of *M. relicta* were studied in laboratory experiments. Further, fatty acid compositions of *M. relicta*, *C. albula*, zooplankton and phytoplankton/seston were analysed. Finally the transfer efficiency between trophic levels in the pelagic zone was calculated.

Diet analyses of *M. relicta* demonstrated that they fed mainly on highly abundant phytoplankton and zooplankton species. Besides, a consistent pattern of prey preference was detected, with an overall preference for cladocerans. By applying estimated *in vitro* feeding rates to the field situation it could be shown that the zooplankton population was strongly exploited by *M. relicta*. This high demand combined with similar prey preferences of *C. albula* led to a strong food competition between *M. relicta* and *C. albula*. On the other hand *M. relicta* formed high proportions in the diet of *C. albula* and, moreover, was positively selected during the entire study time. Fatty acid composition of all examined organisms

## ABSTRACT

generally resembled the composition found in their dietary resources. Thus, there was some agreement between fatty acid composition of *M. relicta* and zooplankton. Therefore, the intake of *M. relicta* could not be detected by a specific fatty acid composition in *C. albula*. The fatty acid content in *C. albula* was rather low compared to that observed in zooplankton. This may be due to the additional feeding on *M. relicta*. Considering highest and lowest trophic levels, transfer efficiency in the food web of Lake Breiter Luzin fit into general theoretic models assuming a transfer efficiency of 10 % between neighbouring trophic levels. Transfer efficiency between intermediate trophic levels in Lake Breiter Luzin partly differed from this general pattern. This was connected to the occurrence of *M. relicta*. Due to the omnivorous feeding and by providing an important food source for *C. albula* the mysid established additional links between trophic levels in the food web.

In summary, *M. relicta* represents a top-down and bottom-up control in food web processes. Being consumer of phytoplankton and zooplankton *M. relicta* can influence lower trophic levels. Being both prey organism and food competitor for *C. albula* *M. relicta* affects higher trophic levels. Therefore, *M. relicta* is a significant factor in structuring the food web of Lake Breiter Luzin and has profound impact on the entire lake ecosystem.

# Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung .....	1
1.1	Verbreitung, Biologie und Ökologie von <i>Mysis relicta</i> .....	1
1.2	Bestandssituation von <i>Mysis relicta</i> und aktueller Forschungsbedarf .....	3
1.3	Zielstellung und Arbeitshypothesen .....	6
2	Material und Methoden .....	7
2.1	Untersuchungsgebiet .....	7
2.2	Methodenübersicht .....	8
2.3	Freilanduntersuchungen: Probenentnahme und Auswertung .....	9
2.3.1	<i>Mysis relicta</i> .....	9
2.3.2	<i>Coregonus albula</i> .....	12
2.3.3	Zooplankton .....	14
2.3.4	Phytoplankton und Physikalisch-chemische Parameter .....	15
2.3.5	Produktion und trophische Transfereffizienz (TTE) .....	16
2.4	Fettsäuren: Probenentnahme, Aufbereitung und Analytik .....	18
2.5	Laborexperimente: Fraßverhalten von <i>Mysis relicta</i> .....	20
2.5.1	Filtration und Ingestion von Phytoplankton .....	20
2.5.2	Filtration und Ingestion von Zooplankton .....	25
2.6	Statistik .....	26
3	Ergebnisse .....	28
3.1	Trophischer Zustand der Gewässer, Bestandsaufnahmen und räumliche Verteilung von <i>Mysis relicta</i> , <i>Coregonus albula</i> und des Planktons .....	28
3.1.1	Trophischer Status der Feldberger Seen .....	28
3.1.2	Verbreitung und Abundanz von <i>Mysis relicta</i> im Feldberger Seengebiet .....	31
3.1.3	Bestandsgröße und Verteilung von <i>Coregonus albula</i> im Breiten Luzin .....	38
3.1.4	Die Gemeinschaft des Zoo- und Phytoplanktons im Breiten Luzin .....	41
3.2	Untersuchungen zu den trophischen Beziehungen im Nahrungsnetz .....	46
3.2.1	Nahrungszusammensetzung und Selektivität von <i>Mysis relicta</i> und <i>Coregonus albula</i> im Breiten Luzin .....	46
3.2.2	<i>In vitro</i> Filtrations- und Ingestionsraten von <i>Mysis relicta</i> .....	53
3.2.3	Fettsäuren .....	63
3.2.4	Produktion und trophische Transfereffizienz im Breiten Luzin .....	70

4	Diskussion .....	74
4.1	Bestandssituation und Verteilungsmuster von <i>Mysis relicta</i> und <i>Coregonus albula</i> .....	74
4.1.1	Verbreitung und Abundanz von <i>Mysis relicta</i> in Abhängigkeit vom trophischen Zustand der Gewässer .....	74
4.1.2	Räumlich-zeitliche Verteilung von <i>Mysis relicta</i> .....	79
4.1.3	Populationsökologie von <i>Mysis relicta</i> .....	81
4.1.4	Räumlich-zeitliche Verteilung von <i>Coregonus albula</i> .....	83
4.1.5	Bestandsgröße von <i>Coregonus albula</i> .....	83
4.1.6	Führte die Verbesserung des trophischen Zustands der Feldberger Seen zu einer Wiederausbreitung der Population von <i>Mysis relicta</i> ? .....	84
4.1.7	Kommt es aufgrund gleichartiger Verteilungsmuster von <i>Mysis relicta</i> und <i>Coregonus albula</i> zu großen räumlichen Überlappungen der Populationen? .....	85
4.2	Trophische Interaktionen im Nahrungsnetz .....	85
4.2.1	Nahrungswahlverhalten von <i>Mysis relicta</i> im Breiten Luzin .....	85
4.2.2	<i>In vitro</i> Filtration und Prädation von <i>Mysis relicta</i> .....	88
4.2.3	Ernährung von <i>Coregonus albula</i> im Breiten Luzin .....	96
4.2.4	Fettsäuren .....	100
4.2.5	Produktion und trophische Transfereffizienz (TTE) .....	104
4.2.6	Stellt <i>Mysis relicta</i> eine wichtige Komponente in der Ernährung von <i>Coregonus albula</i> dar und spiegelt sich dies auch im Fettsäuremuster von <i>C. albula</i> wider? .....	110
4.2.7	Führen die Nutzung ähnlicher Beutespektren und der von <i>Mysis relicta</i> ausgeübte Fraßdruck auf das Zooplankton zur starken Nahrungskonkurrenz zwischen <i>M. relicta</i> und <i>Coregonus albula</i> ? .....	111
4.2.8	Hat <i>Mysis relicta</i> wesentliche Auswirkungen auf den Energietransfer zwischen den verschiedenen trophischen Ebenen im Nahrungsnetz? .....	111
4.3	Zusammenfassende Diskussion: Auswirkungen von <i>Mysis relicta</i> als Prädator und Beuteorganismus im Nahrungsnetz des Breiten Luzins .....	112
4.4	Schlussfolgerung .....	115
	Literaturverzeichnis .....	117



# 1 Einleitung

## 1.1 Verbreitung, Biologie und Ökologie von *Mysis relicta*

*Mysis relicta* LOVÉN (Crustacea: Mysidacea) ist eine benthisch-pelagisch lebende Schwebegarnele, die im Brack- oder Süßwasser auf der nördlichen Hemisphäre verbreitet ist. Sie ist kaltstenotherm und an hohe Sauerstoffgehalte im Wasser adaptiert. Daher besiedelt sie überwiegend tiefe, oligotrophe bis mesotrophe Seen (GROSSNICKLE & MORGAN 1979, WATERSTRAAT 1988, JOHANNSSON 1992) und kommt nur selten in eutrophen Gewässern vor (HORPPILA et al. 2003). *M. relicta* wird als ein Paradebeispiel der glazialen Reliktf fauna angesehen. Sie ist weit in den nördlichen Regionen Amerikas und Eurasiens verbreitet, die während der letzten Kaltzeit mit Eis bedeckt waren (VÄINÖLÄ et al. 1994). Die südliche Verbreitungsgrenze der Art liegt in den Regionen des damaligen Gletscherrandes. Historische Studien aus Deutschland zeigen, dass *M. relicta* in insgesamt fünf Seen im heutigen Mecklenburg-Vorpommern vertreten war (THIENEMANN 1925, 1928). Dabei handelt es sich um den Unter-Uckersee bei Prenzlau, den Tollensesee bei Neubrandenburg sowie die drei Seen Breiter Luzin, Schmalter Luzin und Zansen des Feldberger Seengebiets, die alle an der als Pommersche Hauptendmoräne bezeichneten Gletscherrandlage der Weichsel-Kaltzeit liegen (THIENEMANN 1925, WATERSTRAAT 1988, KOSCHEL & KASPRZAK 1994).

*M. relicta* führt diurnale Vertikalwanderungen durch, wobei sie sich tagsüber vorwiegend am Gewässergrund aufhält, während sie nachts in höhere Wasserschichten aufsteigt (BEETON 1960, BEETON & BOWERS 1982, WATERSTRAAT et al. 2005). Der regulierende Faktor für diese Vertikalwanderungen ist das Licht, denn die Art ist an Dunkelheit angepasst und ihre Augen können durch hohe Lichtintensität geschädigt werden (LINDSTRÖM 2000). Deshalb ist auch die Amplitude der nächtlichen Aufwärtswanderungen der Tiere in mond hellen Nächten geringer (BOWERS & GROSSNICKLE 1978, JANSSEN & BRANDT 1980). Außerdem wird die obere Ausbreitungsgrenze der vertikalen Wanderung durch die Temperatur beeinflusst. *M. relicta* bewegt sich in der Regel nicht durch die Thermokline in wärmeres Oberflächenwasser, obwohl sie kurzzeitig höhere Temperaturen tolerieren kann (BEETON 1960). Für zuvor an 5 °C akklimatisierte Tiere wurden eine Temperatur von 22 °C als obere, letale Grenze bestimmt (DEGRAEVE & REYNOLDS 1975).

Der Lebenszyklus von *M. relicta* variiert in Abhängigkeit von der geographischen Region und dem trophischen Status der Gewässer, wodurch die Entwicklungszeit vom Ei bis zum adulten Stadium 1-4 Jahre betragen kann (MORGAN & BEETON 1978, MORGAN 1980, BERRILL & LASENBY 1983, MOEN & LANGELAND 1989, BEETON & GANNON 1991, JOHANNSSON 1992,

ADARE & LASENBY 1994). Die Eier werden meist im Herbst in das Marsupium entlassen und die Jungtiere im folgenden Frühjahr freigesetzt (JOHANNSSON 1992, NÆSJE et al. 2003). Die Reproduktion kann jedoch in Abhängigkeit von der Produktivität der Gewässer und der Nahrungsverfügbarkeit auch mehrmals im Jahr stattfinden (MORGAN & BEETON 1978, MORGAN 1980, POTHOVEN et al. 2000).

*M. relicta* ist omnivor und kann sich von Detritus, benthischen Invertebrata, Phytoplankton und Zooplankton ernähren (LASENBY & LANGFORD 1973, BOWERS & GROSSNICKLE 1978, VIHHERLUOTO et al. 2000, JOHANNSSON et al. 2001). Kleine Partikel werden durch Filtration aufgenommen (GROSSNICKLE 1979, LINDÉN & KUOSA 2004). *M. relicta* kann aber auch zu einer räuberischen Nahrungsaufnahme wechseln und ihre Beuteorganismen aktiv fangen und zerkleinern (GROSSNICKLE 1982). Durch ihre Ernährungsweise kann sich *M. relicta* flexibel an jeweilige Nahrungsbedingungen anpassen. Daher wird davon ausgegangen, dass die Ernährung von *M. relicta* weitestgehend die Nahrungsverfügbarkeit widerspiegelt. Bei Nahrungsanalysen und in Laborexperimenten wurde aber auch eine Präferenz bestimmter Nahrungsorganismen, wie Cladocera, oder auch Größenspektren des Phytoplanktons deutlich (COOPER & GOLDMAN 1980, BOWERS & VANDERPLOEG 1982, GROSSNICKLE 1982). Durch die selektive Nahrungsaufnahme kann *M. relicta* einen weitreichenden Einfluss auf die Gemeinschaft der Beuteorganismen haben (SPENCER et al. 1999).

Neben ihrer Rolle als Konsument kann *M. relicta* selbst eine wichtige Nahrungsquelle im pelagischen Nahrungsnetz darstellen. Dies gilt insbesondere für planktivore und benthivore Fische (MORGAN et al. 1978, LASENBY et al. 1986). Dabei sind Fischarten, die *M. relicta* hauptsächlich als Nahrung nutzen, oft auch an die Vertikalwanderungen ihrer Beute angepasst (JANSSEN & BRANDT 1980). In deutschen Gewässern ist die pelagisch lebende Kleine Maräne (*Coregonus albula* L.) ein potentieller Hauptprädator von *M. relicta*. Sie ist die dominierende Fischart in den Feldberger Seen, wobei sich ihr Anteil am Gesamtfischbestand des Breiten Luzins auf 90 % beläuft (WATERSTRAAT et al. 2003). *C. albula* führt wie *M. relicta* diurnale Vertikalwanderungen durch und hält sich tagsüber in bodennahen Bereichen auf, während sie nachts in die oberen Wasserschichten aufsteigt (DEMBINSKI 1971, HAMRIN 1986, JURVELIUS 1991, SYDÄNOJA et al. 1995, MEHNER et al. 1999). Ihre Nahrung besteht aus Zooplankton und Insektenlarven, wobei aber meist Cladocera und Copepoda dominieren (HAMRIN 1983, VILJANEN 1983, NÆSJE et al. 1991, SCHULTZ 1992, MAMCARZ & BLONIAZ 1995, SCHULZ 1999, ANWAND et al. 2003, SCHULZ et al. 2003). Dabei ist auch eine selektive Nahrungsaufnahme beschrieben worden, bei der Cladocera generell positiv und Copepoden teilweise negativ selektiert werden (HAMRIN 1983, VILJANEN 1983, NÆSJE et al. 1991,

SCHULTZ 1992, MAMCARZ & BLONIAZ 1995, SCHULZ 1999, SCHULZ et al. 2003). Sind größere Beuteorganismen, wie *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindtii* und *M. relicta* verfügbar, können diese aber temporär größere Anteile der Nahrung bilden (HAMRIN 1983, VILJANEN 1983, NÆSJE et al. 1991, SCHULZ et al. 2003).

## 1.2 Bestandssituation von *Mysis relicta* und aktueller Forschungsbedarf

Umfassende Untersuchungen zur Lebensweise und Ökologie von *M. relicta* betrafen bisher vor allem die nordamerikanischen Populationen. Dies ist überwiegend auf die weiträumige Verbreitung der Art in dieser Region zurückzuführen. Dabei handelt es sich jedoch nicht ausschließlich um natürlich vorkommende Bestände. Zahlreiche Besatzmaßnahmen in zuvor nicht besiedelten Gewässern und eine damit verbundene unkontrollierte Weiterverbreitung führten zu einer starken räumlichen Ausbreitung von *M. relicta* (LASENBY et al. 1986, SPENCER et al. 1991). Die anthropogen eingebrachten Populationen erreichten Dichten bis zu 300 Individuen m<sup>-2</sup> (MORGAN et al. 1978) und waren so vergleichbar mit natürlichen Beständen der Art, bei denen die durchschnittliche Abundanz 107-602 Individuen m<sup>-2</sup> betrug (JOHANSSON 1992, POTHOVEN et al. 2004). Der Besatz von *M. relicta* hatte die Steigerung der Fischproduktion zum Ziel, was in den meisten Fällen jedoch nicht erreicht wurde. Vielmehr hatte die Ansiedlung der Art für die Gewässerökosysteme unvorhergesehene Konsequenzen. Es kam zu weitreichenden Veränderungen der Planktongemeinschaft, denen ein Rückgang der eigentlichen Zielfischarten folgte (RIEMAN & FALTER 1981, SPENCER et al. 1991, LANGE LAND et al. 1991). Auch im skandinavischen Raum wurde *M. relicta* in viele Gewässer eingebracht, was ebenfalls zu entsprechenden Resultaten führte (LASENBY et al. 1986, LANGE LAND 1988, LANGE LAND et al. 1991).

In Deutschland zeigt sich jedoch eine andere Situation von *M. relicta*. Hier ging der Bestand Mitte der 1980er Jahren aufgrund anthropogener Eutrophierung der Gewässer stark zurück. Es konnten nur noch in einem See, dem zu den Feldberger Seen gehörenden Breiten Luzin, größere Individuenzahlen nachgewiesen werden (WATERSTRAAT 1988). Die dort vorhandene Population ist somit stark gefährdet und besonders schützenswert.

Bereits in den 1980er Jahren wurde im Feldberger Seengebiet mit Sanierungsmaßnahmen begonnen. Zunächst wurde die Abwassereinleitung in die Gewässer unterbunden, um die externen Nährstoffeinträge zu verringern (RICHTER 1977, KOSCHEL et al. 1985). Im Schmalen Luzin, einem direkt mit dem Breiten Luzin verbundenen Nachbarsee, wurde 1996/1997 eine Seenrestaurierung durchgeführt. Dabei wurde eine Kombination aus Tiefenwasserbelüftung und künstlicher Kalzitfällung angewandt. Diese Restaurierung bewirkte eine Reduzierung der

Gesamtposphorkonzentration der Wassersäule um 33 % (KOSCHEL et al. 2001). Begleitende Untersuchungen der Maßnahmen erfassten eine Reihe limnologischer Parameter. Mögliche Auswirkungen auf das Vorkommen von *M. relicta* wurden jedoch nicht betrachtet.

Abgesehen von früheren Bestandsaufnahmen wurden in Deutschland bisher nur vereinzelt Untersuchungen zu *M. relicta* durchgeführt. Bei zwei stichprobenartigen Analysen im Breiten Luzin konnte in den Mägen von *M. relicta* vor allem Zooplankton (Rotatoria, Copepoda, Cladocera), aber auch Phytoplankton (Bacillariophyceae, Cyanophyceae) und Protozoa nachgewiesen werden (WATERSTRAAT 1988, ARNDT et al. 1989). Daneben wurde auch die Nahrungsnutzung von *C. albula* im Breiten Luzin untersucht. Dabei zeigte sich, dass *M. relicta* Mitte der 1980er Jahre zum Teil die dominierende Beuteart von *C. albula* war und etwa 60-80 % des Mageninhalts ausmachte (WATERSTRAAT 1988, ARNDT et al. 1989, WATERSTRAAT 1990). Im Anschluss an die Sanierungsmaßnahmen im Feldberger Seengebiet wurden diesbezüglich bislang keine Untersuchungen durchgeführt.

Diese Ergebnisse vermitteln einen ersten Eindruck von der Position, die *M. relicta* im Breiten Luzin einnehmen kann. Vor allem im Zusammenhang mit dem Schutz und der Erhaltung des derzeitigen Bestands sind jedoch umfangreichere Kenntnisse zur Bedeutung der Art für das Gewässerökosystems nötig. Daher besteht die dringende Notwendigkeit für ausführlichere Untersuchungen von *M. relicta*. Neben Abundanz, Verteilung und Populationsdynamik sind dabei trophische Interaktionen von grundlegender Relevanz. Als potentieller Beuteorganismus für *C. albula* auf der einen Seite und als Zooplanktonprädator und somit möglicher Nahrungskonkurrent für *C. albula* auf der anderen Seite ist die Stellung von *M. relicta* im pelagischen Nahrungsnetz für das ökosystemare Gesamtverständnis von höchstem Interesse. Zur Klärung der trophischen Beziehungen im Nahrungsnetz des Breiten Luzins fehlen aber detaillierte Analysen zur Nahrungszusammensetzung und Selektivität von *M. relicta* und *C. albula* vor allem unter Berücksichtigung saisonaler Aspekte sowie der Verfügbarkeit der verschiedenen Nahrungsorganismen. Außerdem wurde bisher nicht untersucht, welchen Fraßdruck *M. relicta* auf die Planktongemeinschaft des Gewässers ausüben kann.

Auch die Analyse der Nahrungsqualität kann einen wichtigen Beitrag zum Verständnis trophischer Verbindungen im Nahrungsnetz liefern. Die Qualität der Nahrung wird durch die vorhandene Menge organischen Kohlenstoffs in Form verschiedener biochemischer Stoffe mit unterschiedlichem Energiegehalt bestimmt. Darunter sind die Fettsäuren als Bestandteile der Lipide wichtige Energiespeicher. Die bedeutendste Funktion übernehmen die essentiellen Fettsäuren. Diese können vom Konsumenten nicht selber synthetisiert werden und müssen mit der Nahrung zugeführt werden. Dazu gehören hochungesättigte Fettsäuren (HUFA), wie

Arachidonsäure (20:4 n-6), Eicosapentaensäure (EPA, 20:5 n-3) und Docosahexaensäure (DHA, 22:6 n-3). Auch die polyungesättigten Fettsäuren (PUFA), wie Linolsäure (18:2 n-6) und Linolensäure (18:3 n-3) zählen zu dieser Gruppe. Das Vorhandensein dieser Fettsäuren in einem Organismus lässt Rückschlüsse auf die von ihm aufgenommene Nahrung zu. Daher liefern die Fettsäuren Informationen über den Energietransfer in der Nahrungskette und können als sogenannte Biomarker Verwendung finden (NAPOLITANO 1999). Beim Zooplankton entspricht das Fettsäuremuster eines Prädatoren in der Regel dem seiner Beute (VON ELERT & STAMPFL 2000, WEILER 2001). Das ist auch für überwiegend planktivore Fische, wie *C. albula*, bekannt (MUJE et al. 1989, WIRTH & STEFFENS 1998). Daher wird vermutlich die Fettsäurezusammensetzung von *M. relicta* auch durch ihre Nahrung bestimmt. Derzeit ist aber noch nicht geklärt, inwieweit dies genau zutrifft. Möglicherweise kann die Art auch ein spezifisches Fettsäuremuster aufweisen, wodurch ihre Nutzung als Beute im Fettsäurespektrum ihrer Prädatoren nachweisbar wäre.

Die ganzheitliche Betrachtung von Nahrungsnetzbeziehungen verlangt auch die Beschreibung quantitativer Zusammenhänge. Ermöglicht wird dies durch die Berechnung der Effizienz der Energieübertragung zwischen trophischen Niveaus. Der Breite Luzin eignet sich hervorragend um über Biomasseproduktionsberechnungen trophische Interaktionen im Pelagial zu studieren. Da die Fischfauna des Sees deutlich von *C. albula* dominiert wird, ist auf der Ebene der Fische überwiegend eine Art in den Prozess der Energieübertragung involviert. Damit kann hier besonders der Einfluss von *M. relicta* auf den Energietransfer vom Phytoplankton bis hin zu den Fischen ermittelt werden. Allgemein wird angenommen, dass nur 10 % der Energie einer trophischen Ressource an die folgende Konsumentengruppe weitergegeben wird. 90 % der Energie gehen somit durch Respiration und Ausscheidungen verloren (ODUM 1957, ODUM 1999, LAMPERT & SOMMER 1999). Mit dem Vorkommen von *M. relicta* im Breiten Luzin ist eine weitere trophische Ebene zwischen Primär-, Zooplankton- und Fischproduktion im pelagischen Nahrungsnetz eingefügt. Dies kann nach den generellen Annahmen zu Energieverlusten im Nahrungsnetz führen. Allerdings stellt *M. relicta* für höhere trophische Ebenen wahrscheinlich auch eine energiereiche Nahrungsquelle dar. Daher hat sie vermutlich einen weitreichenden Einfluss auf den Energietransfer im Nahrungsnetz. Einerseits kann sie durch ihre omnivore Ernährung eine zusätzliche Verbindung zwischen Plankton und Fischen herstellen. Aufgrund ihrer benthisch-pelagischen Lebensweise kann sie andererseits möglicherweise Teile der Energie aus beiden Gewässerbereichen integrieren und diese wiederum für höhere trophische Ebenen bereitstellen.

### 1.3 Zielstellung und Arbeitshypothesen

Ziel dieser Arbeit war die Charakterisierung der Rolle der Schwebegarnele *M. relicta* im pelagischen Nahrungsnetz des Breiten Luzins unter besonderer Berücksichtigung ihrer trophischen Beziehung zur Kleinen Maräne *C. albula*.

Dabei wurden zwei Hauptaspekte betrachtet: 1) die Bestandssituation und räumlich-zeitliche Verteilung der Organismen und 2) ihre trophischen Interaktionen im Pelagial.

Für den ersten Aspekt wurde mit Bezugnahme zur trophischen Situation des Breiten Luzins, des Schmalen Luzins und des Zansens zunächst ein Überblick über die aktuelle Verbreitung und Abundanz von *M. relicta* im Feldberger Seengebiet gegeben (SCHARF & KOSCHEL 2004). Dem schlossen sich Untersuchungen zur Populationsökologie und Vertikalverteilung von *M. relicta* im Breiten Luzin an. Außerdem wurden Bestandsaufnahmen und Analysen zur vertikalen Verteilung von *C. albula* und dem Zooplankton im Gewässer durchgeführt.

Wesentliche Punkte bezüglich des zweiten Aspekts waren die Untersuchungen des Nahrungsspektrums und der Selektivität von *M. relicta* (SCHARF & KOSCHEL 2005) und *C. albula*. Ergänzend wurden die *in vitro* Ingestions- und Filtrationsraten von *M. relicta* bestimmt, um den Fraßdruck der Art auf verschiedene planktische Nahrungsorganismen herauszustellen. Für die Aufklärung trophischer Beziehungen in Verbindung mit der Nahrungsqualität und somit auf biochemischer Ebene erfolgte eine Analyse der Fettsäuremuster von *C. albula*, *M. relicta* und dem Plankton. Quantitative Zusammenhänge im Nahrungsnetz wurden durch die anhand der Biomasseproduktion berechnete Effizienz des Energietransfers zwischen den einzelnen trophischen Ebenen dargestellt.

Im Einzelnen wurden innerhalb dieses Themenkomplexes folgende Hypothesen überprüft:

1. Die Verbesserung des trophischen Zustands der Feldberger Seen führte zu einer Wiederausbreitung der Population von *M. relicta*.
2. Aufgrund gleichartiger Verteilungsmuster von *M. relicta* und *C. albula* im Gewässer kommt es zu großen räumlichen Überlappungen der Populationen.
3. *M. relicta* stellt eine wichtige Komponente in der Ernährung von *C. albula* dar, was sich auch im Fettsäuremuster von *C. albula* widerspiegelt.
4. Die Nutzung ähnlicher Beutespektren und der von *M. relicta* ausgeübte Fraßdruck auf das Zooplankton führen zur starken Nahrungskonkurrenz zwischen *M. relicta* und *C. albula*.
5. *M. relicta* hat wesentliche Auswirkungen auf den Energietransfer zwischen den verschiedenen trophischen Ebenen im Nahrungsnetz.

## 2 Material und Methoden

### 2.1 Untersuchungsgebiet

Das Feldberger Seengebiet liegt im Landkreis Mecklenburg-Strelitz ( $53^{\circ}20'N$ ,  $13^{\circ}28'O$ ), ca. 100 km nördlich von Berlin. Die Prägung dieser Region hängt mit den Vorgängen der letzten Kaltzeit zusammen, wobei zum einen mit Moränenmaterial überschüttete Eisblöcke und zum anderen subglaziale Rinnen mit Schmelzwasser zur Bildung von Seen führten (SCHMIDT 1997). Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit drei dieser Seen, dem Breiten Luzin und dem Schmalen Luzin, zugehörig zu den oberen Feldberger Seen sowie dem Zansen, der dem unteren Seengebiet zugeordnet wird (Abb. 2.1).

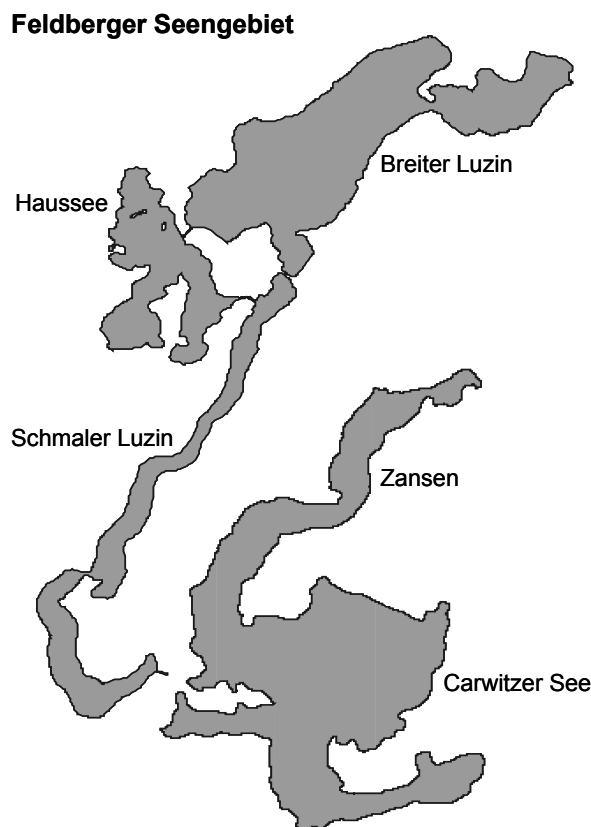


Abbildung 2.1: Die Gewässer des Feldberger Seengebiets.

Der Breite Luzin ist einer der größten Seen der Region (Wasserfläche 345 ha, Volumen  $77 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ ) und gehört mit einer Maximaltiefe von 58,3 m sowie einer mittleren Tiefe von 22,3 m zu den tiefsten Seen Norddeutschlands. Der benachbarte Schmale Luzin hat eine Fläche von 144,9 ha und ein Volumen von  $20,9 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ . Die maximale Wassertiefe beträgt 33,5 m, die mittlere Tiefe 14,5 m. Der See ist in drei Becken unterteilt, das Nord-, Mittel- und

Südbecken (Carwitzer Becken). Das Nordbecken des Schmalen Luzins ist durch einen Kanal mit dem Breiten Luzin verbunden. Ebenso gibt es eine Verbindung vom Carwitzer Becken des Schmalen Luzins zum angrenzenden Carwitzer See, der seinerseits mit dem Zansen verbunden ist. Der Zansen besteht aus zwei Becken, dem Nord- und Südbecken und hat eine Fläche von 138,2 ha. Das Volumen beträgt  $23,1 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ , die maximale und mittlere Tiefe 42,2 m bzw. 16,7 m.

Die morphometrischen Daten der Seen sowie digitale Tiefenkarten (Abb. 2.1 - 2.4) wurden vom Umweltministerium Mecklenburg-Vorpommern, Abteilung Integrierter Umweltschutz und Nachhaltige Entwicklung – Seenreferat - 2001/2002 bereitgestellt.

## 2.2 Methodenübersicht

Die in der vorliegenden Arbeit durchgeführten Untersuchungen und verwendeten Methoden sind zunächst als Übersicht in Tabelle 2.1 dargestellt. Detaillierte Erläuterungen folgen in den Kapiteln 2.3-2.5.

Tabelle 2.1 Übersicht zu den verwendeten Methoden und durchgeführte Analysen.

Methodik	Kapitel
Analyse zur trophischen Transfereffizienz	2.3.5
Abundanz- und Biomassebestimmung von <i>M. relicta</i>	2.3.1
Abundanz- und Biomassebestimmung des Zooplanktons	2.3.3
Bestimmung physikalisch-chemischer Parameter	2.3.4
Bestimmung von <i>in vitro</i> Ingestions- und Filtrationsraten bei der Aufnahme von Phytoplankton durch <i>M. relicta</i>	2.5.1
Bestimmung von <i>in vitro</i> Ingestions- und Filtrationsraten bei der Aufnahme von Zooplankton durch <i>M. relicta</i>	2.5.2
Biomassebestimmung des Phytoplanktons	2.3.4
Ermittlung der Selektivität bei der Nahrungswahl von <i>M. relicta</i>	2.3.1
Ermittlung der Selektivität bei der Nahrungswahl von <i>C. albula</i>	2.3.2
Fettsäureanalytik	2.4
Hydroakustische Bestandsuntersuchungen von <i>C. albula</i>	2.3.2
Nahrungsanalysen von <i>M. relicta</i>	2.3.1
Nahrungsanalysen von <i>C. albula</i>	2.3.2
Netzfischerei	2.3.2
Quantitative Analyse der Produktion von <i>M. relicta</i> , <i>C. albula</i> , des Zooplanktons sowie der Primärproduktion	2.3.5



## 2.3 Freilanduntersuchungen: Probenentnahme und Auswertung

### 2.3.1 *Mysis relicta*

Zur Untersuchung der Bestände von *M. relicta* wurde von Juli 2001 bis November 2002 an 5 Messstellen im Breiten Luzin monatlich die Abundanz im Pelagial bestimmt. Vier der Messstellen lagen in Bereichen von 25 m Wassertiefe, eine weitere am tiefsten Punkt des Sees bei 58,5 m (Abb. 2.2). Wegen Eisbedeckung des Sees im Dezember 2001 und Januar 2002 wurden die Untersuchungen in diesen Monaten unterbrochen.

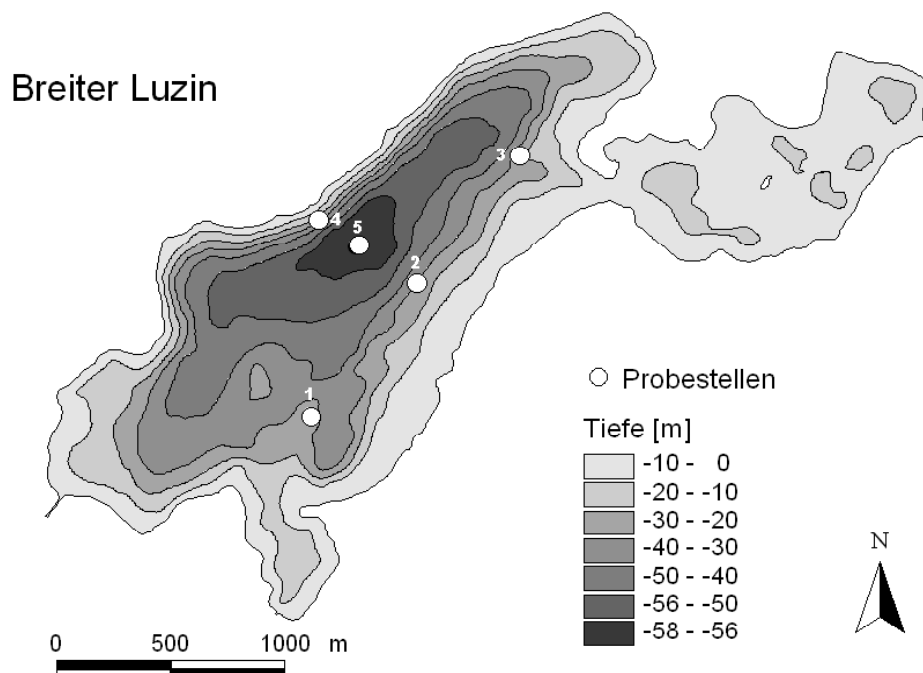


Abbildung 2.2 Tiefenkarte des Breiten Luzins mit Lage der 5 Probestellen.

Im benachbarten Schmalen Luzin wurde die Abundanz im Oktober und im November 2001 sowie im September 2002 bestimmt. Dafür wurden jeweils 3 bzw. 4 Messstellen im Mittelbecken und im Carwitzer Becken in Tiefen von 18-35 m ausgewählt (Abb. 2.3). Im Zansen fand einmalig im September 2002 eine Bestandsaufnahme an 5 Messstellen mit Wassertiefen von 20 m statt (Abb. 2.4).

Alle Untersuchungen wurden jeweils in Neumondnächten ( $\pm 3$  Nächte) um Mitternacht ( $\pm 2$  Stunden) durchgeführt. An jedem Messpunkt wurden 2 Vertikalzüge mittels Planktonnetz (Durchmesser 0,4 m, Länge 1,4 m, Maschenweite 150  $\mu\text{m}$ ; Hydrobios, Kiel) vom Gewässergrund bis an die Wasseroberfläche ausgeführt. Dabei wurde das Netz zunächst bis

auf 1,5-2 m über den Gewässergrund hinabgelassen und nach 1 min Ruhezeit mit einer Geschwindigkeit von 0,5-0,8 m s<sup>-1</sup> wieder an die Wasseroberfläche gezogen.

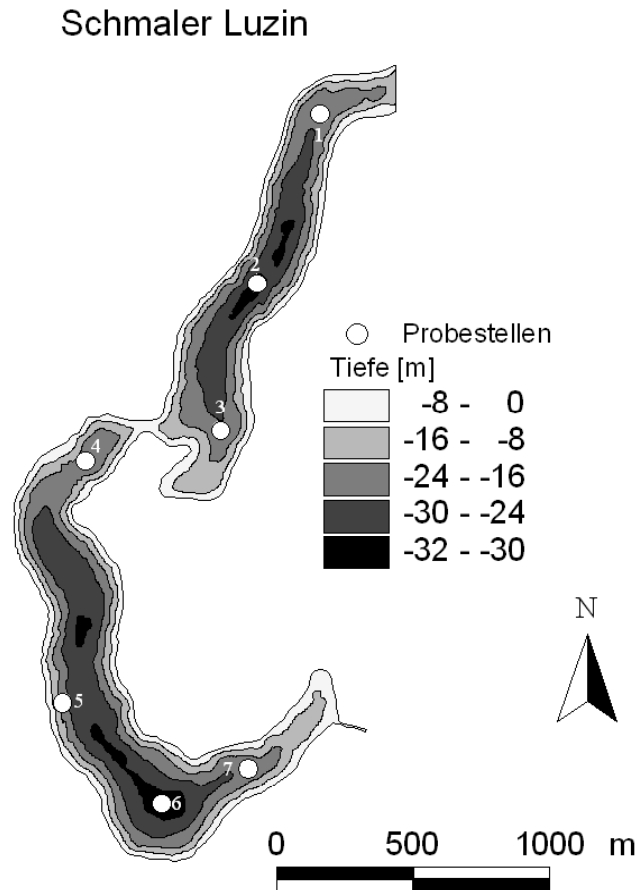


Abbildung 2.3 Tiefenkarte des Schmalen Luzins, Mittelbecken (oben) und Carwitzer Becken (unten), mit Lage der 7 Probestellen.

Im April, Juli und Oktober 2002 wurde *M. relicta* im Breiten Luzin zusätzlich an 4 Messstellen in 3 unterschiedlichen Tiefenbereichen von 0-10 m, 10-25 m und 25-35 m gefangen. Dazu wurde das Netz mit einem Schließmechanismus ausgestattet. Die Beprobung fand bei Neumond ( $\pm 3$  Nächte), sowohl am Tag (Mittag  $\pm 2$  Stunden) als auch während der Nacht (Mitternacht  $\pm 2$  Stunden) statt. Begleitend wurden in Kooperation mit der Gesellschaft für Naturschutz und Landschaftsökologie e. V. (A. WATERSTRAAT, M. KRAPPE) im April und Juli Fänge mittels Bongonetz (Durchmesser 0,6 m, Länge 2,5 m, Maschenweite 500  $\mu$ m) durchgeführt. Dabei wurde das Bongonetz horizontal mit einer Geschwindigkeit von ca. 2 m s<sup>-1</sup> in verschiedenen Wassertiefen jeweils auf einer Strecke von 1000 m geschleppt. Die Fänge im April aus den Tiefen 1-3, 6-7, 11-12, 16-17 und 21-22 m sowie im Juli aus einer

Tiefe von 20 m wurden zur Erhöhung der Stichprobenzahl zusätzlich bei den Nahrungsanalysen herangezogen.

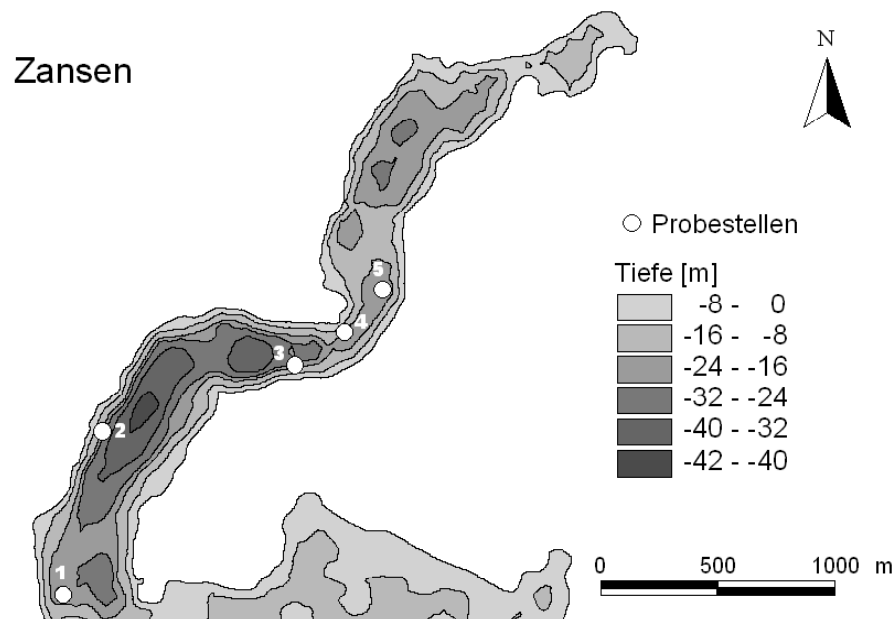


Abbildung 2.4 Tiefenkarte des Zansens mit Lage der 5 Probestellen.

Die gefangenen Tiere wurden zur Auszählung und Vermessung in einem 4 %igen Formaldehyd-Zucker-Gemisch konserviert (HANEY & HALL 1973). Erfasst wurden adulte männliche und weibliche Individuen sowie juvenile Stadien. Männliche Individuen wurden anhand ihrer verlängerten und verdickten vierten Pleopoden identifiziert, weibliche Individuen anhand ihres Marsupiums. Individuen mit keinem dieser Merkmale wurden als juvenil klassifiziert. Die Längenmessung erfolgte von der Spitze des Rostrums bis zur Basis des Telsons. Zur Berechnung einer Längen-Gewichts-Beziehung wurde von insgesamt 316 Individuen das Nassgewicht mit einer Analysenwaage (AC 120S, Sartorius, Genauigkeit 0,1 mg) bestimmt. Zuvor wurden die Tiere zur Entfernung des Fixierungsreagenzes für 15 min mit Leitungswasser und abschließend mit destilliertem Wasser gespült (VON TÜMLING & FRIEDRICH 1999). Anhaftendes Wasser wurde mit Zellstoff entfernt. Aus der mittleren, monatlichen Länge von juvenilen und adulten Individuen wurde mit Hilfe der Längen-Gewichts-Beziehung das Körpergewicht bestimmt. Aus dem Körpergewicht und der entsprechenden Abundanz erfolgte die Berechnung der Biomasse. Für die Umrechnung von Nass- in Trockengewicht wurde ein Faktor von  $12,8 \pm 4,6 \%$  ( $n = 23$ ) ermittelt, indem der Gewichtsverlust bei der Trocknung (24 h, 60 °C) bestimmt wurde. Trockenmasseangaben

wurden gemäß der Beziehung Kohlenstoffgehalt entspricht 50% des Trockengewichts von *M. relicta* (SALONEN et al. 1976) umgerechnet.

Von Tieren aus den Fängen des Breiten Luzins im April, Juli und Oktober 2002 wurde der Darminhalt analysiert. Dafür wurde bei insgesamt 206 adulten Individuen (mittlere Länge  $13,3 \pm 0,9$  mm) der Magendarmtrakt entfernt und in eine Utermöhl-Planktonkammer überführt. Dort wurde der Darminhalt unter einem Umkehrmikroskop präpariert und untersucht. Da die verschiedenen Nahrungsbestandteile überwiegend in Bruchstücken unterschiedlicher Größe auftraten, wurde der Darminhalt als relativer Anteil gezählter Nahrungspartikel angegeben, welche bestimmten Kategorien zugeordnet wurden: Copepoda, Nauplien, *Daphnia* spp., *Bosmina* spp., Rotatoria, Cyanophyceae, Bacillariophyceae und Chlorophyceae. Nur vereinzelt auftretende Organismen des Zoo- und Phytoplanktons sowie der Pollen von *Pinus* spp. wurden in der Kategorie „andere“ zusammengefasst. Nicht bestimmbare Nahrungspartikel wurden als „unidentifizierbares organisches Material/Detritus“ zusammengefasst. Die Identifizierung des Zooplanktons erfolgte anhand von Mandibeln, der Furca, des Post-Abdomens sowie arttypischen Strukturen des Exoskeletts. Das Phytoplankton wurde anhand charakteristischer Zellteile oder ganzer Zellen bestimmt. Die zooplanktischen Organismen in den Därmen wurden für die Bestimmung der Nahrungsselektivität zusätzlich numerisch erfasst. Dazu wurden bestimmte Körperteile der Beutetiere als Indikatoren für die Individuenanzahl angenommen. Die Auszählung der Individuen basierte dabei jeweils auf den am häufigsten vorhandenen Körperteilen. Für die Berechnung der Nahrungsselektivität wurde der Selektivitätsindex D nach JACOBS (1974) herangezogen:

$$D = r - p / (r + p - 2 r p) \quad (1)$$

Dabei ist r der relative Anteil der betrachteten Nahrungsfraction des Mageninhalts und p der Anteil der entsprechenden Nahrungsfraction in der Umgebung. Für den Selektivitätsindex können Werte von -1 bis +1 berechnet werden. Negative Werte bedeuten eine Meidung des betrachteten Beutetyps, positive Beträge eine Bevorzugung. Das Signifikanzlevel für positive und negative Selektion wurden bei 0,3 und -0,3 festgelegt (LAZZARO 1987).

### 2.3.2 *Coregonus albula*

In Zusammenarbeit mit der Abteilung Biologie und Ökologie der Fische (TH. MEHNER) am Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei im Forschungsverbund Berlin e. V. (IGB) wurden im April, Juli und Oktober 2002 Netzbefischungen am Tag und während der Nacht im Breiten Luzin durchgeführt. Diese erfolgten zeitgleich ( $\pm 4$  Tage) mit den Aufnahmen von *M.*

*relicta* (Kapitel 2.3.1) und Zooplankton (Kapitel 2.3.3) an den Probestellen 1-4 (Abb. 2.2). *C. albula* wurde zum einen mit Multimaschen-Kiemennetzen (Maschenweite 5-55 mm, Nordic) gefangen, die bei 3 m und 20 m sowie zwischen 30 m und 40 m exponiert wurden. Die Stellzeit betrug jeweils 12 Stunden. Zum anderen erfolgte der Fang mit einem pelagischen Schleppnetz (Maschenweite 10 mm) in Tiefen von 20-30 m. Die Schleppdauer betrug bei einer Geschwindigkeit von  $5 \text{ km h}^{-1}$  10 min pro Netzzug. Für alle Fangtermine wurden Einheitsfänge (CPUE = catch per unit effort) berechnet. Als Fangeinheit für die Kiemennetze wurde die Anzahl der Individuen je Netz in 12 h festgelegt, für die Schleppnetze die Anzahl der Individuen je Netzzug in 10 min. Bei allen gefangenen Fischen wurden die Totallänge und das Körpergewicht bestimmt. Aus der Totallänge und dem Körpergewicht von 544 Individuen wurde eine Längen-Massen-Regression für *C. albula* berechnet. Weiterhin wurden 338 Individuen der Fänge für Nahrungsanalysen herangezogen. Dazu wurden die Mägen unmittelbar nach dem Fang präpariert und in 4 %igem Formaldehyd fixiert.

Die Biomasseanteile der verschiedenen Nahrungsorganismen im ersten Drittel jedes Magendarmtraktes wurden volumetrisch bestimmt. Die einzelnen Beuteorganismen wurden dabei unter einem Binokular in verschiedene Nahrungskategorien gruppiert: Copepoda, Nauplien, *M. relicta*, *Daphnia* spp., *Bosmina* spp., Chironomidae, *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*. Selten vorkommende, oder nicht identifizierbare Organismen wurden in der Kategorie „andere“ zusammengefasst. Für die Berechnung der Selektivität wurde der Selektivitätsindex D nach JACOBS (1974) herangezogen (Gleichung 1, Kapitel 2.3.1). Dafür wurde eine Unterprobe der Nahrung jedes Magendarmteils numerisch erfasst und die Organismen ebenfalls in die oben genannten Nahrungskategorien eingeteilt.

Zur Bestimmung von Abundanz und Biomasse der Fische im Breiten Luzin fanden hydroakustische Untersuchungen statt, die von der Abteilung Biologie und Ökologie der Fische (TH. MEHNER) am IGB durchgeführt wurden. Dabei wurden jeweils 12 Transekte des Sees zeitgleich zu den Netzbefischungen befahren. Die mit GPS-Aufzeichnungen ermittelte befahrene Transektlänge lag insgesamt bei 8560 m, welches einem hydroakustischen Bedeckungsgrad (Transektlänge/Wurzel aus Seefläche) von 4,8 entspricht. Zum Einsatz kam ein SIMRAD EY 500 split-beam Echolot mit einem  $4^\circ \times 10^\circ$  120 kHz Schwinger, der vertikal eingesetzt wurde. Die Dauer der einzelnen Pings wurde mit 0,1 ms gewählt. Alle Daten wurden auf einem Computer gespeichert und mit der Software SIMRAD EP 500 und EchoView 2.25 ausgewertet. Echos im Nahbereich des Schwingers ( $< 4 \text{ m}$ ) wurden von der Auswertung ausgeschlossen. Als untere Grenze für die Echointegration und für die Einzelechobestimmung wurde jeweils  $-61 \text{ dB}$  gewählt, was einer Fischlänge von 1,9 cm

entspricht. Eine Echostärke von  $-37$  dB, entsprechend einer Totallänge von 25 cm, wurde als Trennungskriterium zwischen *C. albula* und größeren Fischen festgelegt. Die Umrechnung von Echostärke in Fischlänge erfolgte nach der Formel für 120 kHz Schwinger:

$$ES = 19,1 \log (L_t) - 63,85 \quad (2)$$

Dabei ist ES die Echostärke in dB und  $L_t$  die Totallänge der Fische in cm (LOVE 1971). Nach der erstellten Längen-Gewichtsbeziehung wurde aus der Fischlänge (cm) die Frischmasse (g) bestimmt. Aus der Abundanz und der mittleren Masse wurde die Fischbiomasse des Sees berechnet. Das Frischgewicht wurde dabei durch Multiplikation mit dem Faktor 0,1 in Kohlenstoffgehalt umgerechnet (WINBERG 1971).

### 2.3.3 Zooplankton

Zeitgleich mit den Probenahmen für *M. relicta* im April, Juli und Oktober 2002 wurde an denselben 4 Probestellen in den Tiefenintervallen von 0-10 m, 10-25 m und 25-35 m das Zooplankton im Breiten Luzin mit einem Schließnetz (Durchmesser 0,16 m, Länge 1 m, Maschenweite 55  $\mu$ m; Hydrobios, Kiel) gefangen. Dabei wurde ein vertikaler Netzzug pro Tiefenintervall durchgeführt. Die gefangenen Organismen wurden in 4 %igem Formaldehyd-Zucker-Gemisch konserviert (HANEY & HALL 1973). Für die Bestimmung von Abundanz und Biomasse wurden Teilproben unter einem Umkehrmikroskop bei 100-facher Vergrößerung ausgezählt und je 15 Individuen pro Art auf 10  $\mu$ m genau vermessen. Die Bestimmung des Kohlenstoffgehalts des Crustaceenplanktons erfolgte mittels Regressionsgleichungen aus der Körperlänge der Organismen (CULVER et al. 1985, KASPRZAK 1984, BOTTRELL et al 1976). Massenangaben für Rotatoria wurden der Literatur entnommen (PAULI 1989, CASPER 1985, LATJA & SALONEN 1978) und nach den Beziehungen Trockengewicht entspricht 10 % des Frischgewichtes und Kohlenstoffgehalt entspricht 50% des Trockengewichtes (WINBERG 1971) umgerechnet. Entsprechend den Nahrungskategorien in den Mägen von *M. relicta* und *C. albula* wurden auch die Arten des Zooplanktons in verschiedene Gruppen eingeteilt: Copepoda, Nauplien, *Daphnia* spp., *Bosmina* spp., Rotatoria, *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*. Die Bestimmung der Gesamtabundanz der einzelnen Zooplanktongruppen erfolgte durch die Summierung der Abundanz in den einzelnen Tiefenintervallen sowie durch Mittelwertbildung aus der Abundanz der vier Probestellen und der Tag- und Nachtproben. Ein Vergleich der Fänge des Netzes für die Zooplanktonuntersuchung und des Netzes für die Bestandsaufnahme von *M. relicta* zeigte, dass die Abundanz von *L. kindtii* durch das Zooplanktonnetz unterschätzt wurde. Dies hängt mit dem hohen Fluchtvermögen großer

Cladocera zusammen, aufgrund dessen sie Netzfängen entkommen können (SZLAUER 1986). Daher wurde die Abundanz von *L. kindtii* aus den Fängen des Netzes bestimmt, welches für den Fang von *M. relicta* eingesetzt wurde.

Zur Darstellung des Jahresverlaufs der Abundanz des Crustaceenplanktons im Breiten Luzin wurde zusätzlich auf Daten der Routineuntersuchungen vom IGB (P. KASPRZAK) zurückgegriffen. Die Probenahme dafür erfolgte einmal im Monat, von Mai bis September auch vierzehntägig, an der tiefsten Stelle des Sees. Dabei wurde jeweils ein Netzzug mit einem Schließnetz (Durchmesser 0,16 m, Länge 1 m, Maschenweite 90 µm; Hydrobios, Kiel) in den Tiefenintervallen 0-25 m und 25-55 m durchgeführt. Die Konservierung sowie die Bestimmung der Abundanz und Biomasse des Crustaceenplanktons erfolgten wie bei den bereits beschriebenen Zooplanktonbeprobungen im April, Juli und Oktober 2002.

#### **2.3.4 Phytoplankton und Physikalisch-chemische Parameter**

Die Analyse der Phytoplanktonbiomasse und der physikalisch-chemischen Parameter wurde im Rahmen des Routinemessprogramms am IGB (R. KOSCHEL, L. KRIENITZ) durchgeführt. Die Probenahmen fanden im Untersuchungszeitraum 2001/2002 einmal im Monat statt, im Breiten Luzin zwischen Mai und September auch vierzehntägig. Die Untersuchung des Phytoplanktons im Breiten Luzin erfolgte an der tiefsten Stelle des Sees. Die Parameter Gesamtposphor (TP, µg l<sup>-1</sup>), Chlorophyll *a* (Chl *a*, µg l<sup>-1</sup>), Sauerstoff (O<sub>2</sub>, mg l<sup>-1</sup>) und Sichttiefe (m) wurden ebenfalls an der tiefsten Stelle des Breiten Luzins sowie im Mittelbecken und Carwitzer Becken des Schmalen Luzins bestimmt. Entsprechende Daten aus dem mittleren und nördlichen Teil des Zansens im Jahr 2002 wurden vom Umweltministerium Mecklenburg-Vorpommern, Abteilung 3: Seenreferat (J. MATHES) zur Verfügung gestellt. Bezüglich des Sauerstoff- und Gesamtposphorgehalts im Breiten und Schmalen Luzin wurde zu Vergleichszwecken zusätzlich auf Werte aus Untersuchungen der 1980er und 1990er Jahre zurückgegriffen.

Für die Bestimmung der Phytoplanktonbiomasse und der Parameter TP und Chl *a* wurden Wasserproben aus der euphotischen Zone bei 0, 2,5 und 5 m als Mischprobe mit einem 1-Liter-Wasserschöpfer (LIMNOS, Turku-Finnland) entnommen. Die Phytoplanktonproben wurden in Lugolscher Lösung fixiert und in Sedimentationskammern unter einem Umkehrmikroskop bei 400-1000facher Vergrößerung ausgezählt (UTERMÖHL 1958). Das Biovolumen wurde nach WILLÉN (1976) bestimmt und in Biomasse umgerechnet (PADISÁK & ADRIAN 1999). Für die TP-Bestimmung wurden die unfiltrierten Wasserproben mit Kaliumperoxidisulfat (K<sub>2</sub>S<sub>2</sub>O<sub>8</sub>) versetzt und für 30 min autoklaviert (1,5-2,0 bar, 134 °C). Das bei diesem Aufschluss entstandene Phosphat PO<sub>4</sub><sup>-3</sup> wurde photometrisch am FIA-Star

5010/5030 (Foss Tecator, Schweden) nach der Tecator Application Note (ASN) 60-03/83 (Nachweisgrenze 0,005 mg l<sup>-1</sup>, jetzt ASN 5602) gemessen. Wasserproben für die Bestimmung von Chl *a* wurden durch Membranfilter (ME 28 Schleicher & Schuell, 1,2 µm, 2 Filter pro Probe) filtriert und für maximal 3 Monate bei -18°C gelagert. Die Filter wurden homogenisiert (Ultra Turrax T 25, 2 min), in Aceton extrahiert (12-24 Stunden bei Dunkelheit) und dann zentrifugiert. Die Analyse erfolgte mit einem LAMBDA 2 Perkin-Elmer Spektrophotometer (Nachweisgrenze ca. 1 µg l<sup>-1</sup>). Anschließend wurde die Berechnung des Chl *a* Gehalts nach STRICKLAND & PARSONS (1968) durchgeführt. Sauerstoffkonzentration und Wassertemperatur wurden *in situ* in Intervallen von 1-5 m bestimmt (WTW Oxi 196, WTW Weilheim). Die Sichttiefe wurde jeweils Vormittags mit einer Secchi Scheibe (0,2 m Durchmesser, weiß; Hydrobios, Kiel) gemessen.

### 2.3.5 Produktion und trophische Transfereffizienz (TTE)

#### 2.3.5.1 Produktionsberechnung

Die Berechnung der Produktion von Zooplankton und *M. relicta* erfolgte nach einem Regressionsmodell, welches auf dem Verhältnis von Produktion/Biomasse basiert (STOCKWELL & JOHANSSON 1997). Die Gleichung

$$P = 10^{(-0,26 \log(M) - 1,36)} 1,09 M N \quad (3)$$

wurde verwendet, wenn sich das Populationszentrum einer entsprechenden Art in Wasserschichten mit Temperaturen < 10 °C befand. War das Populationszentrum in Wassertiefen mit Temperaturen > 10 °C, wurde die Gleichung

$$P = 10^{(-0,23 \log(M) - 0,73)} 1,12 M N \quad (4)$$

verwendet. *P* ist dabei die Tagesproduktion (µg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>), *M* ist die durchschnittliche Individuenmasse (µg C Ind<sup>-1</sup>) der jeweiligen Art und *N* die Abundanz (Ind. m<sup>-2</sup>).

Die Berechnung der Produktion von *C. albula* erfolgte im Wesentlichen nach NEWMAN & MARTIN (1983). Zunächst wurde die bei den hydroakustischen Untersuchungen bestimmte Abundanz der Fische mit Hilfe der über die Echostärke ermittelten Fischlängen (Gleichung 2, Kapitel 2.3.2) in die Abundanz einzelner Altersgruppen unterteilt. Dabei wurde in Anlehnung an ANWAND et al. (2003) und MEHNER & SCHULZ (2002) die Endlänge der Altersklasse 0+ auf 10 cm festgelegt (Zuwachs 7,5 cm pro Jahr), die der Altersklasse 1+ auf 15 cm (Zuwachs 5 cm pro Jahr) und die der Altersklasse ab 2+ auf > 15 cm (Zuwachs 2 cm pro Jahr). Als



Wachstumsperiode galt dabei der Zeitraum von Anfang April bis Ende November, wobei von einem linearen Längenwachstum ausgegangen wurde. Anhand des Zuwachses in dieser Periode wurde der tägliche Längenzuwachs pro Altersgruppe bestimmt, welcher durch die Längen-Gewichtsbeziehung der gefangenen Fische in Massenzuwachs pro Tag umgerechnet wurde. Der tägliche Massenzuwachs wurde mit der Abundanz der entsprechenden Altersgruppe multipliziert, um letztendlich die Produktion von *C. albula* am entsprechenden Fangtag zu erhalten. Die Umrechnung von Frischgewicht in Kohlenstoffgehalt erfolgte dabei mit dem Faktor 0,1 nach WINBERG (1971).

Die Primärproduktion wurde anhand des Zusammenhangs zwischen Jahresprimärproduktion und Frühjahrsmaximum des Gesamtphosphors bestimmt (KOSCHEL 1985):

$$PP = 148 \log TP - 39,6 \quad (5)$$

Dabei ist PP die Jahresprimärproduktion ( $\text{g C m}^{-2} \text{a}^{-1}$ ) und TP das Frühjahrsmaximum des Gesamtphosphors ( $\text{mg TP m}^{-3}$ ). Aus der Jahresprimärproduktion wurde eine durchschnittliche tägliche Primärproduktion bestimmt.

Als Produktionsperiode wurde in Anlehnung an SCHULZ et al. (2004) der Zeitraum vom 1. April bis 31. Oktober festgelegt. Die Gesamtproduktion der einzelnen trophischen Ebenen des Breiten Luzins in dieser Periode wurde durch die Summierung der entsprechenden täglichen Produktionen vom 1. April bis 31. Oktober 2002 bestimmt. Die nicht direkt bestimmbare Produktion des Zooplanktons für die Monate Mai, Juni, August und September wurde durch lineare Interpolation zwischen den Produktionswerten im April und Juli sowie zwischen Juli und Oktober ermittelt. Für *C. albula* erfolgte die Bestimmung der Gesamtproduktion ebenfalls durch lineare Interpolation zwischen den direkt ermittelten Werten im April und Oktober. Auf die Einbeziehung der im Juli erhobenen Daten wurde verzichtet, da zu diesem Zeitpunkt vermutlich die Abundanz aufgrund eines technischen Fehlers nicht korrekt ermittelt wurde.

#### 2.3.5.2 Bestimmung der trophischen Transfereffizienz (TTE)

Die Transfereffizienz zwischen den trophischen Ebenen der pelagischen Zone des Breiten Luzins wurde bestimmt, indem das Verhältnis der Produktionen *C. albula* / *M. relictus*, *C. albula* / Zooplankton und *M. relictus* / Zooplankton, *M. relictus* / Phytoplankton sowie Zooplankton/ Phytoplankton berechnet wurde. Die Berechnung der gesamten TTE der Produktionsperiode erfolgte auf Basis der für diesen Zeitraum ermittelten Gesamtproduktionen. Für die einzelnen Untersuchungsmonate wurde die TTE separat anhand der entsprechenden Tagesproduktionen ermittelt. Bei letzterem fanden beim Verhältnis

*C. albula* / Zooplankton und *M. relicta* / Zooplankton nur die zooplanktischen Organismen Berücksichtigung, die auch in der Ernährung von *C. albula* bzw. *M. relicta* eine Rolle spielten. Bei *C. albula* war dies das Crustaceenplankton inklusive *L. kindtii*, bei *M. relicta* die Rotatoria sowie das Crustaceenplankton exklusive *L. kindtii*. Da in den Mägen von *C. albula* nicht ausschließlich Zooplankton oder *M. relicta* gefunden wurden, sondern auch Larven der Chironomidae sowie Laich und nicht identifizierbares Material, wurde die Transfereffizienz korrigiert, indem nur der Transfer von Zooplankton oder *M. relicta* zur *C. albula*-Produktion betrachtet wurde. Dafür wurde bei der Berechnung der entsprechenden Verhältnisse die Produktion von *C. albula* mit dem relativen Anteil multipliziert, den das Zooplankton bzw. *M. relicta* zum Betrachtungszeitpunkt in den Mägen aufwies. Die Korrektur der Transfereffizienz erfolgte ebenfalls beim Transfer von Phyto- bzw. Zooplankton zur *M. relicta*-Produktion.

## 2.4 Fettsäuren: Probenentnahme, Aufbereitung und Analytik

Im April, Juli und Oktober 2002 wurden jeweils 10 Individuen von *C. albula* aus den Schleppnetzfangen vor Ort in Trockeneis (CO<sub>2</sub>) eingefroren. Für *M. relicta*, das Zooplankton und das Phytoplankton/Seston fanden an diesen drei Terminen zusätzliche Probennahmen für die Fettsäureanalyse statt. Dazu wurden an den 4 Probestellen vertikale Netzzüge über die ganze Wassersäule durchgeführt und jeweils 10-30 Exemplare von *M. relicta* unmittelbar nach dem Fang in Trockeneis eingefroren. Das Zooplankton wurde durch 8 Netzzüge über die gesamte Wassersäule gefangen und sofort mittels Filtrationsgerät und Handpumpe (Sartorius) auf Glasfaserfilter (GMF 5, Durchmesser 47 mm, Sartorius) abgefiltert. Die Filter kamen in mit Aluminiumfolie umwickelte Petrischalen und wurden in Trockeneis eingefroren. Das Phytoplankton/Seston wurde mit einem 1-Liter-Wasserschöpfer (LIMNOS, Turku-Finnland) in Schritten von 2,5 m über die gesamte Wassersäule beprobt. Aus jeder einzelnen 1-Liter-Probe wurden zur Herstellung einer Mischprobe wiederum 150 bzw. 200 ml (je nach Anzahl der Proben) entnommen. Insgesamt wurden 4 Mischproben angefertigt und durch Gaze einer Maschenweite von 50 µm vorfiltriert. Jeweils 1 l dieses Vorfiltrats (<50 µm) wurde auf Glasfaserfilter (GMF 5, Durchmesser 47 mm, Sartorius) abfiltriert, in mit Aluminiumfolie umwickelte Petrischalen überführt und in Trockeneis eingefroren. Alle Proben wurden aus dem Trockeneis in Gefrierschränke umgelagert und bis zur weiteren Verarbeitung bei –80°C aufbewahrt.

Für die weitere Analyse wurde von *C. albula* 1 g des Lateralmuskels jedes Individuums präpariert und zerkleinert. Von jedem Fangtermin wurde *M. relicta* in 4 Proben mit je 1 g Frischgewicht aufgeteilt. Die Aprilfänge hatten jedoch einen zu geringen Umfang und wurden

deshalb von der Analyse ausgeschlossen. Jede Probe bzw. jeder Filter wurde in einer Chloroform/Methanol-Lösung (Verhältnis 2:1) homogenisiert (Ultra Turrax T 25). Die Lipidextraktion erfolgt in Anlehnung an FOLCH et al. (1957). Zuvor wurden die Proben mit 100-400 µl Heneicosansäure (21:0) als internen Standard versetzt, welche zu 1 mg ml<sup>-1</sup> in Chloroform gelöst war. Die Extraktion erfolgte in 2 Stunden bei 20 °C in jeweils 6 ml einer Lösung aus Chloroform und Methanol (Verhältnis 2:1). Im Anschluss wurden die Proben zur Trennung von festen Bestandteilen gefiltert, wobei zweimal mit Chloroform/Methanol-Lösung nachgespült wurde. Das Filtrat wurde im Vakuum-Rotationsverdampfer (R-3000, Büchi, Konstanz) bei 48°C bis zur Trocknung eingengt. Zur Veresterung der Fettsäuren zu Fettsäuremethylestern (FAME) wurde den Proben jeweils 5 ml einer Methanol-Schwefelsäure-Lösung (95 % : 5 %) zugeführt. Die Proben wurden danach für 4 h im Wasserbad bei 80 °C erhitzt. Nach dem Abkühlen wurden die Proben mit 10 ml destilliertem Wasser versetzt und die FAME zweimal mit je 2,5 ml n-Hexan extrahiert. Dafür wurden die Proben ausgeschüttelt und in einen Scheidetrichter überführt, in dem sich die obere Hexanphase von der unteren wässrigen Phase trennte. Die wässrige Phase wurde nochmals mit n-Hexan versetzt und die FAME extrahiert. Die beiden Hexanphasen wurden vereint und die darin verbliebene Restmenge an wässriger Lösung mit getrocknetem Natriumsulfat gebunden. Die Lösung wurde in einen Spitzkolben dekantiert und im Rotationsverdampfer bei 52 °C eingetrocknet. Zur Analyse wurden die FAME in 100-200 µl n-Hexan rückgelöst.

Die Bestimmung der Fettsäuren erfolgte mit einem Gaschromatographen (GC 17A Ver. 3, Shimadzu), der mit einem Flammen-Ionisations-Detektor (FID) und einem Autoinjektor (AOC-20, Shimadzu) ausgestattet war. Als Trennsäule wurde eine Kapillarsäule (Omegawax 320, Supelco) mit 30 m Länge und einem Innendurchmesser von 0,32 mm verwendet. Helium (He) wurde als Träger- und Stickstoff (N<sub>2</sub>) als „Make-up“-Gas verwendet. Der FID wurde mit synthetischer Luft und Wasserstoff (H<sub>2</sub>) betrieben. Die Gase hatten dabei die Reinheitsstufe 5.0. Es wurde jeweils 1 µl der Probe mit einem Splitverhältnis von 20:1 injiziert. Die Temperaturen von Injektor und Detektor waren auf 250 °C bzw. 260 °C eingestellt. Die Temperaturprogrammierung für die Kapillarsäule war wie folgt: 180 °C für 2 min, 2 °C min<sup>-1</sup> bis 200 °C, 200 °C für 48 min. Die Gesamtzeit der Analyse betrug 60 min. Die Identifikation der Fettsäurepeaks erfolgte mittels käuflicher Standards (Sigma-Aldrich und Supelco). Die relative Peakfläche der identifizierten Fettsäuren war Grundlage für die weitere Berechnung. Die Quantifizierung der Fettsäure in einer Probe erfolgte über eine Verhältnisgleichung. In diese ging die Menge an zugegebenem Standard, dessen Peakfläche und die Peakfläche der jeweiligen Fettsäure ein.

## 2.5 Laborexperimente: Fraßverhalten von *Mysis relicta*

Für die Bestimmung von Prädations- bzw. Ingestions- und Filtrationsraten wurden Fraßexperimente mit *M. relicta* im Labor durchgeführt. Als Nahrungsorganismen für die Versuche dienten *Daphnia magna* und Nauplien von *Artemia salina*, sowie *Scenedesmus obliquus* (Chlorophyceae) und *Cyclotella meneghiniana* (Bacillariophyceae). *S. obliquus* wurde zusätzlich als Nahrung für die Kultur von *Daphnia magna* verwendet.

Die für die Experimente verwendeten Individuen von *M. relicta* stammten aus dem Breiten Luzin, wo sie nachts mittels Planktonnetz (Durchmesser 0,4 m, Länge 1,4 m, Maschenweite 150 µm; Hydrobios, Kiel) im Freiwasser gefangen wurden. Zum Transport wurden die Tiere in Kanister (5 l) überführt, welche mit gekühltem Seewasser gefüllt waren. Die Hälterung erfolgte bei 6 °C und Dunkelheit in Aquarien (50 l) mit Seewasser aus dem oligotrophen Stechlinsee, welches über eine Leitung zum Labor direkt zur Verfügung stand. Die Belüftung des Wassers erfolgte mit handelsüblichen Aquariumpumpen, die Sauerstoffkonzentration betrug ca. 9 mg l<sup>-1</sup>. Teilwasserwechsel (50 %) wurden wöchentlich durchgeführt. Die gehälterten Individuen wurden alle 2-3 Tage mit lebendem Zooplankton aus dem Breiten Luzin, *Daphnia magna*, gefrorenen Copepoda oder roten Zuckmückenlarven gefüttert.

### 2.5.1 Filtration und Ingestion von Phytoplankton

#### 2.5.1.1 *Scenedesmus obliquus*

Für die Kultivierung von *Scenedesmus obliquus* (Stammsammlung des Max-Planck-Instituts für Limnologie, Plön) wurde ein Cyanobakterien-Medium (JÜTTNER et al. 1983) verwendet. Zur Herstellung dieses Mediums wurden jeweils 10 ml der Stammlösungen A-F (Tab. 2.2 und 2.3) vorgelegt und mit destilliertem Wasser auf einen Liter aufgefüllt.

Tabelle 2.2 Stammlösungen für das Cyanobakterien-Medium (JÜTTNER et al. 1983).

Lösung	MG [g mol <sup>-1</sup> ]	Stammlösung	
		[g l <sup>-1</sup> ]	[mM]
A: CaCl <sub>2</sub> x 2 H <sub>2</sub> O	146	8,8	0,060
B: K <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub> x 3 H <sub>2</sub> O	228	9,1	0,040
C: MgSO <sub>4</sub> x 7 H <sub>2</sub> O	246	9,9	0,040
D: NaNO <sub>3</sub>	85	68,0	0,800
E: NaFe EDTA	296	0,37	0,001
F: Spurenelemente	siehe Tabelle 2.3		

Das Medium wurde in 5 l Glasflaschen gefüllt und mit einem Inokulum von *S. obliquus* angeimpft. Die Kultivierung erfolgte unter Dauerlicht ( $300 \mu\text{E s}^{-1} \text{m}^{-2}$ ) bei einer Temperatur von  $20^\circ\text{C}$  und mit Belüftung durch Membranpumpen als Batchkultur.

Tabelle 2.3 Spurenelemente für das Cyanobakterien-Medium (JÜTTNER et al. 1983).

Lösung	MG [g mol <sup>-1</sup> ]	Stammlösung	
		[mg l <sup>-1</sup> ]	[mM]
H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub>	62	620	10
MnCl <sub>2</sub> x 4 H <sub>2</sub> O	198	1980	10
Na <sub>2</sub> MoO <sub>4</sub> x 2 H <sub>2</sub> O	242	484	2
ZnSO <sub>4</sub> x 7 H <sub>2</sub> O	287	57,4	0,2
CuSO <sub>4</sub> x 5 H <sub>2</sub> O	250	50,0	0,2
CoSO <sub>4</sub> x 7 H <sub>2</sub> O	281	56,2	0,2

#### 2.5.1.2 *Cyclotella meneghiniana*

Zur Kultivierung von *Cyclotella meneghiniana* (Kultursammlung IGB) wurde eine Nährlösung M III KS für Kieselalgen (NICKLISCH & Fietz 2001) verwendet (Tab. 2.4).

Tabelle 2.4 Makroelemente für die Nährlösung M III KS (NICKLISCH & Fietz 2001).

Substanzen/Makroelemente	mM	Medium mg/8 l H <sub>2</sub> O
1. Na <sub>2</sub> SiO <sub>3</sub> x 5 H <sub>2</sub> O	0,4	679
1.a) 1N HCl	0,75	6 ml
2. NaNO <sub>3</sub>	0,5	340
3. KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	0,05	54,4
4. CaSO <sub>4</sub> x 2 H <sub>2</sub> O	0,5	689
5. KCl	0,1	61
6. CaCl <sub>2</sub> x 2 H <sub>2</sub> O	0,5	588
7. MgSO <sub>4</sub> x 7 H <sub>2</sub> O	0,25	493

Die Makroelemente wurden in 6 l destilliertem Wasser gelöst. Anschließend wurden 160 ml einer Natriumhydrogenkarbonat-Lösung (4,2 g NaHCO<sub>3</sub> auf 500 ml H<sub>2</sub>O dest.) und 80 ml einer Na<sub>2</sub>EDTA-Lösung (0,372 g Na<sub>2</sub>-EDTA x 2 H<sub>2</sub>O auf 400 ml H<sub>2</sub>O dest. + 2,7 g FeCl<sub>3</sub> x 6 H<sub>2</sub>O + 10 ml 1N HCl auf 100 ml dest. H<sub>2</sub>O) zugegeben. Des Weiteren wurden 3,2 ml einer Spurenelementlösung (NICKLISCH 1999) zugefügt (Tab. 2.5). Die Nährlösung wurde mit 1,9 l destilliertem Wasser auf ein Volumen von 8 l aufgefüllt. Nach dem Sterilisieren und Erkalten der Lösung wurden 800 µl eines Vitaminzusatzes, bestehend aus je 1 µg l<sup>-1</sup> Cobalamin und Biotin sowie 100 µg l<sup>-1</sup> Thiamin, steril nachfiltriert. Die Kultivierung der Kieselalge fand

unter Belüftung mittels Membranpumpe, natürlichen Lichtverhältnissen und bei einer Temperatur von 20 °C als Batchkultur statt.

Tabelle 2.5 Spurenelemente für die Nährlösung zur Kieselalgenkultivierung (NICKLISCH 1999).

Spurenelemente	µM	mg/500 ml 0,1 N HCl
H <sub>3</sub> BO <sub>4</sub>	4	310
MnSO <sub>4</sub> x 4 H <sub>2</sub> O	0,8	223
ZnSO <sub>4</sub> x 7 H <sub>2</sub> O	0,08	28,7
Na <sub>2</sub> MoO <sub>4</sub> x 2 H <sub>2</sub> O	0,04	12,1
CuSO <sub>4</sub> x 5 H <sub>2</sub> O	0,04	12,5
AlK(SO <sub>4</sub> ) x 12 H <sub>2</sub> O	0,08	47,6
CoCl <sub>2</sub> x 6 H <sub>2</sub> O	0,04	11,9
NiSO <sub>4</sub> x 7 H <sub>2</sub> O	0,04	14,1
KBr	0,08	11,9
KJ	0,04	8,3
H <sub>2</sub> SeO <sub>3</sub>	0,06	9,7

### 2.5.1.3 Konzentrationsbestimmungen des Phytoplanktons

Die Bestimmung der Algenkonzentration erfolgte durch Fluoreszenzmessungen mit einem Turner Fluorometer (Model 10 AU-005, Turner Designs, USA). Die Fluoreszenzwerte wurden mit Hilfe einer zuvor erstellten Eichreihe in Zellzahlen umgerechnet werden. Für die Anfertigung dieser Eichreihe wurde eine aufsteigende Reihe von Algensuspension in Stechlinseewasser hergestellt. Für *S. obliquus* waren dies 1-90 ml Suspension, für *C. meneghiniana* 2,5-30 ml Suspension in jeweils 500 ml Wasser. Die Gefäße wurden 1 Stunde bei Dunkelheit gehalten und danach durchmischt. Zur Bestimmung der Zellzahlen (Kapitel 2.5.1.4) wurden Unterproben von jeweils 100 ml abfüllt und in Lugolscher Lösung fixiert. Weitere Unterproben wurden bei Dunkelheit in einem Wasserbad auf 20 °C temperiert und dann zur Fluoreszenzmessung in Küvetten überführt. Die Messungen fanden unter überwiegendem Lichtausschluss statt (KOLBER & FALKOWSKI 1993). Da die Kalibrierung des Fluorometers nicht mit extrahiertem Chlorophyll *a* durchgeführt wurde, sondern mit lebender Algensuspension, handelt es sich bei den Messwerten um die relative Fluoreszenz. Zwischen der Fluoreszenz und dem Entnahmevolumen der Algen aus den Kulturgefäßen ergaben sich sehr gute Korrelationen (*S. obliquus*:  $y = 2,8x + 4,22$ ,  $r^2 = 0,99$ ; *C. meneghiniana*:  $y = 0,2x + 0,34$ ,  $r^2 = 1$ ). Für die Eichreihe wurden die ermittelten Fluoreszenzwerte und die entsprechenden Zellzahlen gegeneinander aufgetragen. Für beide Algenarten ergaben sich lineare Zusammenhänge mit hohem Bestimmtheitsmaß (*S. obliquus*  $y = 4,02x + 0,24$ ,

$r^2 = 0,99$ ; *C. meneghiniana*  $y = 40,07 x - 29,91$ ,  $r^2 = 0,98$ ). Durch diese Gleichungen konnte in den nachfolgenden Versuchen aus den gemessenen Fluoreszenzwerten die Zellkonzentration bestimmt werden.

#### 2.5.1.4 Zellzahlbestimmung und Biomasseberechnung

Für die Bestimmung der Zellzahl wurden die in Lugolscher Lösung fixierten Algen zunächst in Utermöhlkammern überführt und zur Sedimentation 12 h stehen gelassen. Das anschließende Auszählen und Vermessen erfolgte bei 400-facher Vergrößerung unter einem Umkehrmikroskop nach der Methode der Streifen-zählung (PADISÁK et al. 1999). Pro Zählung wurden mindestens 800 Zellen erfasst. Dies ergibt eine statistische Fehlerwahrscheinlichkeit von 7 % (SCHWÖRBEL 1989). Zur Errechnung des Zellvolumens wurden geometrische Körper, entsprechend der Form der jeweiligen Alge, zugrunde gelegt. Die Bestimmung des Kohlenstoffgehalts aus dem Zellvolumen (Tab. 2.6) erfolgte nach Angaben von ROCHA & DUNCAN (1958).

Tabelle 2.6 Berechnung von Volumen und Kohlenstoffgehalt des Phytoplanktons (ROCHA & DUNCAN 1958). V = Volumen in  $\mu\text{m}^3$ , d = Zelldurchmesser in  $\mu\text{m}$ , l = Zelllänge in  $\mu\text{m}$ , C = Kohlenstoff in pg.

Art	Formel
<i>S. obliquus</i>	$V = \pi/6 * d^2 * l$
<i>C. meneghiniana</i>	$V = \pi/4 * d^2 * l$
beide Arten	$C = 0,1204 * V^{1,051}$

#### 2.5.1.5 Versuchsdurchführung

Die Versuche wurden in Bechergläsern (600 ml) durchgeführt, die mit 500 ml einer Mischung aus filtriertem Wasser des Stechlinsees (Glasfaserfilter GF92, Schleicher & Schuell) und einem definierten Volumen einer Phytoplankton suspension gefüllt wurden. Dabei wurden bei *S. obliquus* Konzentrationen von  $1 \times 10^7$ – $7 \times 10^7$  Zellen  $\text{l}^{-1}$  (0,3–2,3 mg C  $\text{l}^{-1}$ ) und bei *C. meneghiniana*  $1,5 \times 10^7$ – $21 \times 10^7$  Zellen  $\text{l}^{-1}$  (1,2–16 mg C  $\text{l}^{-1}$ ) eingesetzt. Damit wurden bei der Ingestion beider Arten Bereiche ober- und unterhalb des Sättigungskoeffizienten (incipient limiting level ILL) (SOMMER 1994, PETERS 1984) erfasst. Eine Versuchsreihe bestand jeweils aus 5 Versuchs- und 3 Kontrollgefäßen. Aus jedem Gefäß wurden nach Durchmischung 100 ml Flüssigkeit zur Bestimmung der Startfluoreszenz entnommen. Anschließend wurden in jedes der 5 Versuchsgefäße drei Exemplare von *M. relictus* entsprechend einer Dichte von 7,5 Individuen  $\text{l}^{-1}$  eingesetzt. Damit war eine Prädatordichte gegeben, mit der signifikante Änderungen der Nahrungskonzentrationen erreicht wurden,

ohne dass sich die Tiere gegenseitig behinderten oder durch lange Expositionszeiten zusätzlichem Stress ausgesetzt wurden. Um standardisierte Startbedingungen zu erhalten wurden die ausgewählten Individuen vor Versuchsbeginn 24 h temperaturadaptiert und ausgehungert. Die Versuchszeit betrug 4 h, bei einer Temperatur von 10 °C und bei Dunkelheit. Bei Versuche wurde *M. relict*a mit einem grobmaschigen Sieb aus den Gefäßen entnommen, wobei einige Individuen zur Vermessung in 4 %igem Formaldehyd-Zucker-Gemisch fixiert wurden. Nach erneuter Durchmischung der Futtersuspension wurden Unterproben zur Bestimmung der Endfluoreszenz aus den Versuchs- und Kontrollgefäßen entnommen. Alle Fluoreszenzmessungen fanden an temperierten Proben (20 °C) und bei Schwachlicht statt. Die Fluoreszenzwerte vom Versuchsstart und -ende wurden anhand der Eichreihen (Kapitel 2.5.1.3) in Algenkonzentrationen (Zellen l<sup>-1</sup>) umgerechnet.

#### 2.5.1.6 Berechnung der Filtrations- und Ingestionsraten

Die Filtrationsrate (F) gibt an, welches Wasservolumen pro Zeiteinheit partikelfrei filtriert wird (Dimension: V Ind.<sup>-1</sup> t<sup>-1</sup>). Ihre Berechnung basierte auf der Änderung der Futterkonzentration während des Versuchs.

$$F = V * \ln (C_1 / C_2) / N_p * T \quad (6)$$

Dabei ist V das Volumen des Experimentalgefäßes, C<sub>1</sub> und C<sub>2</sub> sind die Futterkonzentrationen zu Beginn und am Ende des Versuchs, N<sub>p</sub> ist die Anzahl an Prädatoren im Versuchsgefäß und T ist die Versuchsdauer (GAULD 1951). Vor der Berechnung erfolgte eine Korrektur von C<sub>2</sub> mit dem Wert aus den Kontrollen ohne Prädatör.

Die Ingestionsrate (I) oder Prädationsrate gibt an, wie viele Futterpartikel oder Beutetiere ein Individuum pro Zeiteinheit aufnimmt (Dimension: N<sub>f</sub> Ind.<sup>-1</sup> t<sup>-1</sup>). Als Basis diente ebenfalls die Änderung der Futterkonzentration während des Experiments, aus der nach Korrektur durch die Kontrollwerte die aufgenommenen Partikel bzw. Beuteorganismen bestimmt wurden.

$$I = N_f / T \quad (7)$$

Dabei ist N<sub>f</sub> die Anzahl aufgenommener Futterpartikel, T entspricht der Zeiteinheit (LAMPERT & SOMMER 1999).



## 2.5.2 Filtration und Ingestion von Zooplankton

### 2.5.2.1 *Daphnia magna*

Als Kulturmedium für *Daphnia magna* (Kulturensammlung IGB) wurde Wasser des Stechlinsees verwendet. Dieses wurde 24 h vor Gebrauch durch einen Glasfaserfilter (GF92, Schleicher & Schuell) druckfiltriert. Die Kultivierung erfolgte in 2 l Gläsern bei 22 °C und natürlichen Lichtverhältnissen. Alle 1-3 Tage wurden in die Gläser 4 ml einer *Scenedesmus obliquus* Futtersuspension gegeben. Ein Wasserwechsel erfolgte wöchentlich. Dabei wurden die Juvenilen aussortiert und in separate Gläser überführt. Für die Experimente wurden Tiere im Alter von 2 Wochen verwendet, deren mittlere Größe  $1,53 \pm 0,29$  mm ( $n = 30$ ) betrug.

### 2.5.2.2 *Artemia salina*

Für die Aufzucht von *Artemia salina* wurden Eier aus dem Aquarienhandel verwendet. Die Erbrütung erfolgte in 500 ml Bechergläsern mit salzhaltigem Wasser (2 g NaCl auf 500 ml Wasser). In jedes Glas wurden 0,5 g Eier von *A. salina* gegeben. Die Zeit bis zum Schlupf der Nauplien betrug bei einer Temperatur von 20 °C und Belüftung mittels Membranpumpe 24-36 h. Nach dem Schlupf wurden die Nauplien von den Eihüllen, welche sich überwiegend an der Wasseroberfläche ansammelten, getrennt. Dazu wurden die Bechergläser auf eine Lichtquelle gestellt. Die Nauplien sammelten sich im Lichtkegel am Gefäßboden, wurden dort mit einer Glaspipette abgesaugt und in frisches Wasser überführt. Anschließend erfolgte eine direkte Überführung in die Versuchsgefäße.

### 2.5.2.3 Bestimmung des Kohlenstoffgehalts

Zur Bestimmung des Kohlenstoffgehalts von *D. magna* wurden insgesamt 30 Individuen vom Kopf bis zur Spinabasis vermessen. Die mittlere Individuenlänge wurde durch eine Längen-Kohlenstoff-Relation für Daphnien (KASPRZAK 1984) in Kohlenstoffgehalt ( $\mu\text{g C Ind.}^{-1}$ ) umgerechnet. Angaben zum Trockengewicht der Nauplien von *A. salina* wurden der Literatur entnommen (BARATA et al. 1996) und gemäß der Beziehung Kohlenstoffgehalt entspricht 50% der Trockenmasse (WINBERG 1971) umgerechnet.

### 2.5.2.4 Versuchsdurchführung

Das Versuchsdesign zur Filtration und Prädation von *D. magna* und *A. salina* durch *M. relicta* entsprach dem Ansatz für die Bestimmung der Aufnahmen des Phytoplanktons (Kapitel 2.5.1.5). Die Dichte von *M. relicta* betrug hier aber jeweils 6 Individuen  $\text{l}^{-1}$ . Im ersten Versuchsansatz wurde nur *D. magna* angeboten, wobei Konzentrationen von 30–100 Individuen  $\text{l}^{-1}$  (entsprechend 294–980  $\mu\text{g C l}^{-1}$ ) eingesetzt wurden. Im zweiten Ansatz wurde nur *A. salina* in Dichten von 120–2000 Individuen  $\text{l}^{-1}$  (300–5000  $\mu\text{g C l}^{-1}$ ) verwendet. Die

Konzentrationen beider Beutearten umfassten damit Bereiche ober- und unterhalb des Sättigungskoeffizienten (incipient limiting level ILL) (SOMMER 1994, PETERS 1984). In einem dritten Versuchsansatz wurden beide Arten zusammen eingesetzt. *D. magna* wurden dabei in Konzentrationen von 60 und 80 Individuen  $l^{-1}$  (entsprechend 588 und 784  $\mu g\ C\ l^{-1}$ ) angeboten, welche oberhalb des Sättigungskoeffizienten und somit im Bereich der maximalen Ingestionsraten von *M. relicta* lagen. Die Konzentration von *A. salina* variierte zwischen 60 und 600 bzw. 60 und 800 Tieren  $l^{-1}$  (entsprechend 150–1500 bzw. 150–2000  $\mu g\ C\ l^{-1}$ ). Dies entsprach dem Bereich unterhalb des Sättigungskoeffizienten von *M. relicta* bei der alleinigen Ingestion von *A. salina*. Nach Ablauf der Expositionszeit und der Entnahme von *M. relicta* aus den Versuchsgefäßen wurden die verbliebenen Beutetiere der einzelnen Gefäße über eine Gaze (Maschenweite 90  $\mu m$ ) eingeeengt und in Lugolscher Lösung fixiert. Anschließend wurden sie zur Bestimmung der Endkonzentration unter einem Binokular ausgezählt. Filtrations- und Prädationsraten für das Zooplankton wurden entsprechend den Formeln 6 und 7 für das Phytoplankton (Kapitel 2.5.1.6) berechnet.

## 2.6 Statistik

Die statistische Auswertung der erhobenen Daten erfolgte mit dem Programm SPSS 9.0.1 für Windows (© SPSS. Inc.). Mit einer zweifaktoriellen ANOVA wurde die Abhängigkeit der Abundanz von *M. relicta* von den beiden Faktoren „Monat“ und „Probestelle“ im Breiten und Schmalen Luzin untersucht. Dabei wurde ein Scheffé Post Hoc Test nachgeschaltet, um bei signifikantem Einfluss der Faktoren zu analysieren, zwischen genau welchen Monaten oder Probestellen eine Differenz in der Abundanz nachweisbar war. Mittels zweifaktorieller ANOVA wurde ebenfalls der Einfluss der Faktoren „Tiefenintervall“ und „Monat“ (April, Juli, Oktober 2002) auf die Abundanz von *M. relicta* im Breiten Luzin getestet. Ein Scheffé Post Hoc Test diente hier dazu, die signifikanten Unterschiede der Abundanz zwischen den einzelnen Monaten zu analysieren. Differenzen zwischen den drei Untersuchungsmonaten bezüglich der Anzahl der von *M. relicta* aufgenommenen Nahrungspartikel verschiedener Nahrungskategorien wurden mit einem Kruskal-Wallis H-Test überprüft.

Mittels dreifaktorieller ANOVA wurde das Vorkommen von *C. albula* aus den Einheitsfängen der Kiemennetze in Abhängigkeit von Untersuchungsmonat, Fangzeit und Tiefenhorizont getestet. Ein Scheffé Post Hoc Test wurde nachgeschaltet, um Unterschiede bei Abundanzen der Fische zwischen den drei Untersuchungsmonaten zu analysieren. Für die Schleppnetzfüge wurde eine zweifaktorielle ANOVA durchgeführt, wobei der Einfluss von Monat und Fangzeit auf die Verteilung der Fische in 20–30 m Wassertiefe überprüft wurde.

Unterschiede zwischen den drei Untersuchungsmonaten in Bezug auf die relativen Biomasseanteile der Beuteorganismen in den Mägen von *C. albula* wurden mit einem Kruskal-Wallis H-Test überprüft. Mit einem Mann-Whitney U-Test wurden Differenzen in der Ernährung von *C. albula* am Tag und in der Nacht untersucht. Die Überprüfung der Abhängigkeit der Nahrungszusammensetzung von *C. albula* von der Fangtiefe erfolgte ebenfalls mittels Kruskal-Wallis H-Test. Konnte damit ein unterschiedliches Auftreten der verschiedenen Beuteorganismen ermittelt werden, wurde zusätzlich mit einem Mann-Whitney U-Tests überprüft, zwischen welchen Tiefenstufen genau die Differenzen auftraten.

Eine zweifaktorielle ANOVA diente dazu, Unterschiede der relativen Anteile der häufigsten Fettsäuren (>10 %) in den vier trophischen Ebenen (*C. albula*, *M. relictata*, Zooplankton, Phytoplankton/Seston) sowie in den drei Untersuchungsmonaten zu ermitteln. Differenzen in den drei Untersuchungsmonaten hinsichtlich der Summe des spezifischen Gehalts aller Fettsäuren von *C. albula*, dem Zooplankton und dem Phytoplankton/Seston wurden mit einer einfaktoriellen ANOVA analysiert. Der anschließende Vergleich zwischen jeweils zwei Monaten erfolgte mittels Scheffé Post Hoc Test. Da bei *M. relictata* nur Daten aus zwei Monaten zur Verfügung standen, wurde anstelle der einfaktoriellen ANOVA ein Student t-Test angewandt. Unterschiede im spezifischen Gehalt der Fettsäuren zwischen *C. albula* und ihrer jeweiligen Nahrung (*M. relictata* und Zooplankton) sowie zwischen *M. relictata* und ihrer Nahrung (Zooplankton und Phytoplankton/Seston) wurden mittels Mann-Whitney U-Test analysiert. Zusätzlich erfolgte dabei eine Bonferroni-Korrektur, um eine Alpha-Fehler-Kumulierung zu vermeiden.

Die Daten der Ergebnisse der Fraßexperimente zur funktionellen Reaktion von *M. relictata* wurden mit dem Programm Origin 6.1 für Windows (© OriginLab Corporation) gefittet. Dabei kamen sigmoide, exponentielle und lineare Regressionsmodelle zum Einsatz. Die unterschiedliche Aufnahme von *S. obliquus* und *C. meneghiniana* pro Zeiteinheit wurde mit einem Student t-Test überprüft.

### 3 Ergebnisse

#### 3.1 Trophischer Zustand der Gewässer, Bestandsaufnahmen und räumliche Verteilung von *Mysis relicta*, *Coregonus albula* und des Planktons

##### 3.1.1 Trophischer Status der Feldberger Seen

###### 3.1.1.1 Breiter Luzin

Der Breite Luzin war in den Sommermonaten geschichtet und wies von Ende Juni bis Oktober in Tiefen von 12-15 m ein metalimnisches Sauerstoffminimum auf. Hier wurden im Oktober 2002 Sauerstoffkonzentration von  $4,3 \text{ mg l}^{-1}$  bestimmt (Abb. 3.1 A). Während der Schichtungsperiode ging auch im Hypolimnion der Sauerstoffgehalt zurück, so dass am Ende des Sommers unterhalb von 40 m die Sauerstoffkonzentration weniger als  $2 \text{ mg l}^{-1}$  betrug. Unterhalb von 45 m Wassertiefe herrschten sowohl im Jahr 2001 als auch 2002 anoxische Verhältnisse vor. Die Wassertemperatur erreichte im Juli 2002  $20,4 \text{ °C}$  an der Oberfläche und ging bis auf  $5,8 \text{ °C}$  in 15 m Tiefe zurück (Abb. 3.1 A). Die mittlere Temperatur des Hypolimnions betrug während der Schichtungszeit  $4,8 \text{ °C}$ . Die durchschnittliche Sichttiefe im Untersuchungszeitraum lag bei 3,0 m (Tab. 3.1) und variierte von 1,25 m im Juni 2001 bis zu 5,4 m im Mai 2002. Die durchschnittliche TP-Konzentration der euphotischen Zone betrug  $22,9 \text{ µg l}^{-1}$  (Tab. 3.1). Dabei wurden im August 2002 minimale Konzentrationen von  $10 \text{ µg l}^{-1}$  und im März 2001 maximale Konzentrationen von  $45 \text{ µg l}^{-1}$  erreicht. Die Chl *a* Konzentration variierte zwischen 4 und  $15 \text{ µg l}^{-1}$  und betrug im Mittel  $8,2 \text{ µg l}^{-1}$  (Tab. 3.1). Auf Grundlage dieser Daten kann der Breite Luzin gemäß LAWA- (1998) und OECD-Richtlinie (1982) als mesotroph klassifiziert werden.

Tabelle 3.1 Sichttiefe, TP, Chl *a* und resultierender trophischer Status des Breiten Luzins ( $n = 30$ ) und des Schmalen Luzins ( $n = 19$ ) im Jahr 2001/2002 sowie des Zansens ( $n = 8$ ) 2002 (Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung in der euphotischen Zone).

	Breiter Luzin	Schmalere Luzin, Carwitzer Becken	Schmalere Luzin, Mittelbecken	Zansen
Sichttiefe [m]	$3,0 \pm 1,1$	$5,4 \pm 1,3$	$6,3 \pm 1,7$	$4,4 \pm 1,2$
TP [ $\text{µg l}^{-1}$ ]	$22,9 \pm 9,9$	$20,8 \pm 7,5$	$22,7 \pm 7,7$	$33,0 \pm 15,0$
Chl <i>a</i> [ $\text{µg l}^{-1}$ ]	$8,2 \pm 3,4$	$3,7 \pm 1,5$	$3,3 \pm 2,0$	$4,1 \pm 2,8$
Aktueller trophischer Status	mesotroph	mesotroph	mesotroph	mesotroph

## ERGEBNISSE

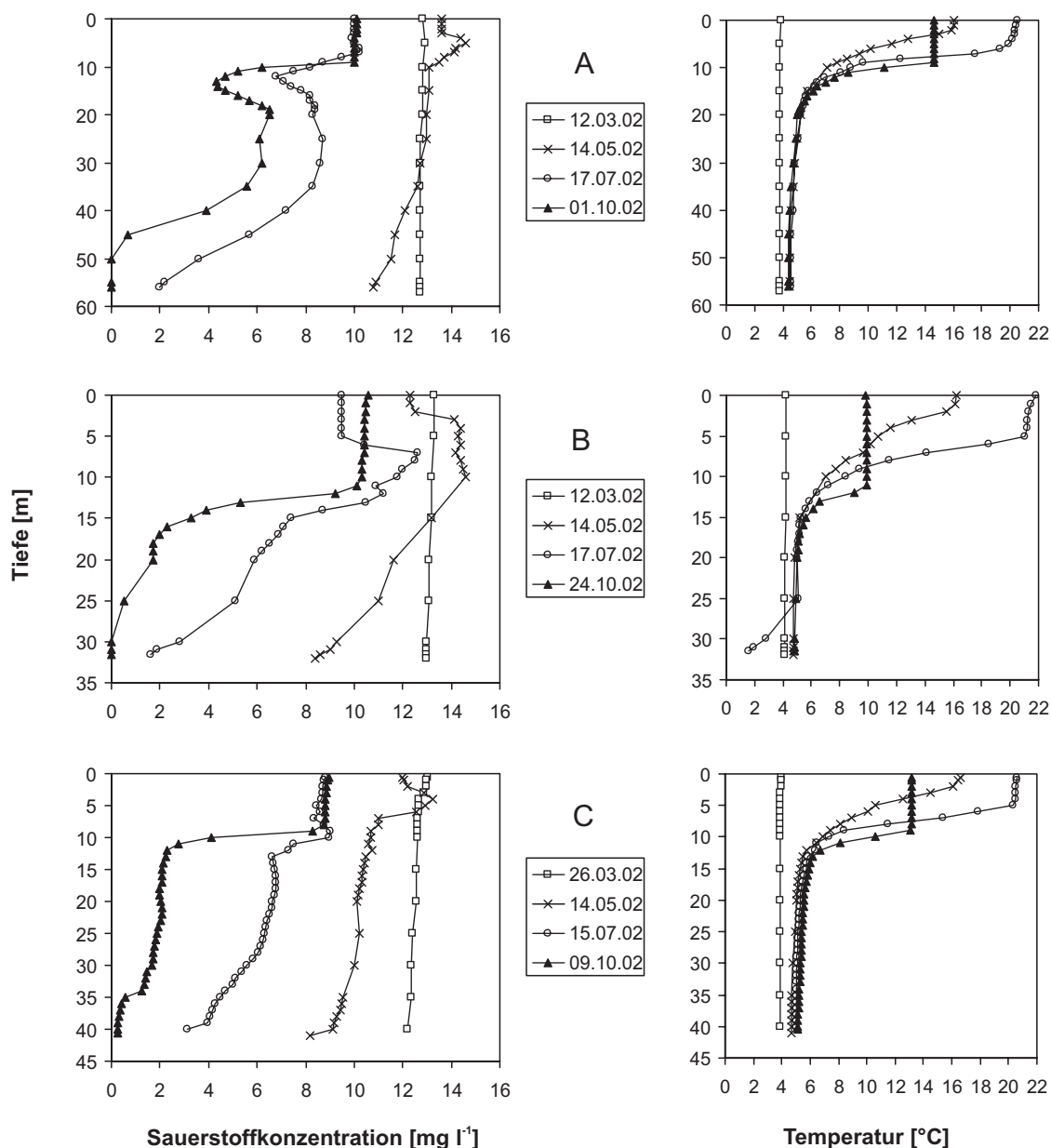


Abbildung 3.1: Ausgewählte Sauerstoff- und Temperaturprofile des Breiten Luzins [A], des Schmalen Luzins (Carwitzer Becken) [B] und des Zansens (Seemitte) [C] im März, Mai, Juli und Oktober 2002.

### 3.1.1.2 Schmaler Luzin

Im Gegensatz zum Breiten Luzin hatte der Schmale Luzin kein metalimnisches Sauerstoffminimum. Während der Sommermonate kam es aber ebenfalls zu einem Rückgang der Sauerstoffkonzentration im Hypolimnion (Abb. 3.1 B). Im Oktober 2001 und 2002 war der Sauerstoffgehalt im Carwitzer Becken unterhalb von 15 m auf  $< 2 \text{ mg l}^{-1}$  abgesunken. Bereiche unterhalb von 30 m Tiefe waren zum Ende der Sommerstagnation anoxisch. Im Mittelbecken lag die Obergrenze der anoxischen Zone bei 25 m. Das Temperaturprofil reichte von  $21,8^\circ\text{C}$  an der Oberfläche bis zu  $5,3^\circ\text{C}$  in 15 m Tiefe (Abb. 3.1 B). Die mittlere Temperatur des Hypolimnions betrug während der Schichtungsperiode  $4,9^\circ\text{C}$ . Die Sichttiefe

im Carwitzer Becken wies im Juni 2001 einen Minimalwert von 3,5 m und im September 2001 einen Maximalwert von 7,8 m auf. Die mittlere Sichttiefe betrug 5,4 m (Tab. 3.1). Im Mittelbecken wurde eine durchschnittliche Sichttiefe von 6,3 m nachgewiesen. Das Minimum betrug hier im Juli 2001 3,6 m, der Maximalwert wurde mit 9,8 m im November 2001 gemessen. Der TP-Gehalt der euphotischen Zone des Carwitzer Beckens lag im Durchschnitt bei  $20,8 \mu\text{g l}^{-1}$  (Tab. 3.1). Das Minimum von  $11 \mu\text{g l}^{-1}$  wurde im Juni 2001 nachgewiesen, der Maximalwert von  $36 \mu\text{g l}^{-1}$  wurde im April 2001 beobachtet. Im Mittelbecken des Schmalen Luzins war der TP-Gehalt mit einem Durchschnitt von  $22,7 \mu\text{g TP l}^{-1}$  etwas höher als der des Carwitzer Beckens (Tab 3.1). Die geringste TP-Konzentration im Mittelbecken war im Juni und August 2001 mit  $12 \mu\text{g l}^{-1}$  zu verzeichnen. Ein Maximum von  $36 \mu\text{g l}^{-1}$  wurde im März 2002 ermittelt. Der Chl *a* Gehalt im Carwitzer Becken variierte zwischen 2 und  $8 \mu\text{g l}^{-1}$ , bei einem Mittelwert von  $3,7 \mu\text{g l}^{-1}$ . Im Mittelbecken zeigte die Chl *a* Konzentration mit einem Durchschnitt von  $3,3 \mu\text{g l}^{-1}$  etwas geringer Werte auf (Tab. 3.1). Das Minimum betrug  $2 \mu\text{g l}^{-1}$  und das Maximum  $10 \mu\text{g l}^{-1}$ . Auf Basis dieser Daten kann der Schmale Luzin nach LAWA (1998) und OECD (1982) als mesotropher See klassifiziert werden.

#### 3.1.1.3 Zansen

Im Hypolimnion des Zansens wurde während der Sommerstagnation ebenfalls ein Rückgang der Sauerstoffkonzentration nachgewiesen. So waren die Werte im Oktober 2002 in der Mitte des Sees unterhalb von 23 m geringer als  $2 \text{ mg l}^{-1}$  (Abb. 3.1 C). Es wurde aber keine anoxische Zone während der Schichtungsperiode festgestellt. Im Nordbereich des Sees war der Sauerstoffgehalt geringer als im mittleren Bereich. So betrug die Sauerstoffkonzentration hier schon unterhalb von 13 m weniger als  $2 \text{ mg l}^{-1}$ . Das Temperaturprofil zeigte im Juli 2002 eine Oberflächentemperatur von  $20,6^\circ\text{C}$ , während in 15 m Tiefe eine Temperatur von  $5,4^\circ\text{C}$  gemessen wurde (Abb. 3.1 C). Die mittlere Temperatur des Hypolimnions betrug während der Sommerstagnation  $5,2^\circ\text{C}$ . Für den Zansen wurden Sichttiefen von 2,3 bis 6,1 m ermittelt, bei einem Durchschnitt von 4,4 m (Tab. 3.1). Die TP-Konzentration der euphotischen Zone reichte von 20 bis  $70 \mu\text{g l}^{-1}$ , wobei der Mittelwert im Untersuchungszeitraum bei  $33 \mu\text{g l}^{-1}$  lag (Tab. 3.1). Der Chl *a* Gehalt betrug im Mittel  $4,1 \mu\text{g l}^{-1}$  (Tab. 3.1) und wies ein Minimum von  $1,3 \mu\text{g l}^{-1}$  sowie einem Maximum von  $11,2 \mu\text{g l}^{-1}$  auf. Gemäß LAWA (1998) und OECD (1982) kann der Zansen anhand der aufgeführten Parameter als mesotrophes Gewässer eingestuft werden.

### 3.1.2 Verbreitung und Abundanz von *Mysis relicta* im Feldberger Seengebiet

#### 3.1.2.1 Breiter Luzin

Die Abundanz von *M. relicta* im Pelagial des Breiten Luzins wies sowohl saisonale als auch räumliche Unterschiede auf. Die mittlere Abundanz für Adulte und Juvenile im Untersuchungszeitraum betrug  $44,9 \pm 57,1$  bzw.  $68,7 \pm 99,6$  Individuen  $m^{-2}$ . Die höchste Dichte trat mit  $218,4 \pm 174,6$  Juvenilen  $m^{-2}$  und  $110,4 \pm 76,5$  Adulten  $m^{-2}$  im Sommer und Herbst auf. Die geringsten Dichten waren im Winter und Frühjahr mit  $0,8 \pm 1,8$  Juvenilen und  $2,0 \pm 4,0$  Adulten  $m^{-2}$  zu verzeichnen (Abb. 3.2). Die Abundanz der Juvenilen erreichte 2001 und 2002 jeweils im Juli maximale Werte. Nach diesen Maxima ging die Abundanz zunächst zurück, stieg im November 2001 und Oktober 2002 nochmals leicht an und ging dann erst auf das Winter- und Frühjahrsminimum zurück. Ab Mai begann die Dichte der Juvenilen wieder anzusteigen. Bei den Adulten lag das Abundanzmaximum 2001 im August, während 2002 maximalen Dichten von August bis Oktober beobachtet wurden. Minimalwerte wurden im Winter und Frühjahr nachgewiesen. Ein Anstieg der Dichten war ab Mai zu verzeichnen.

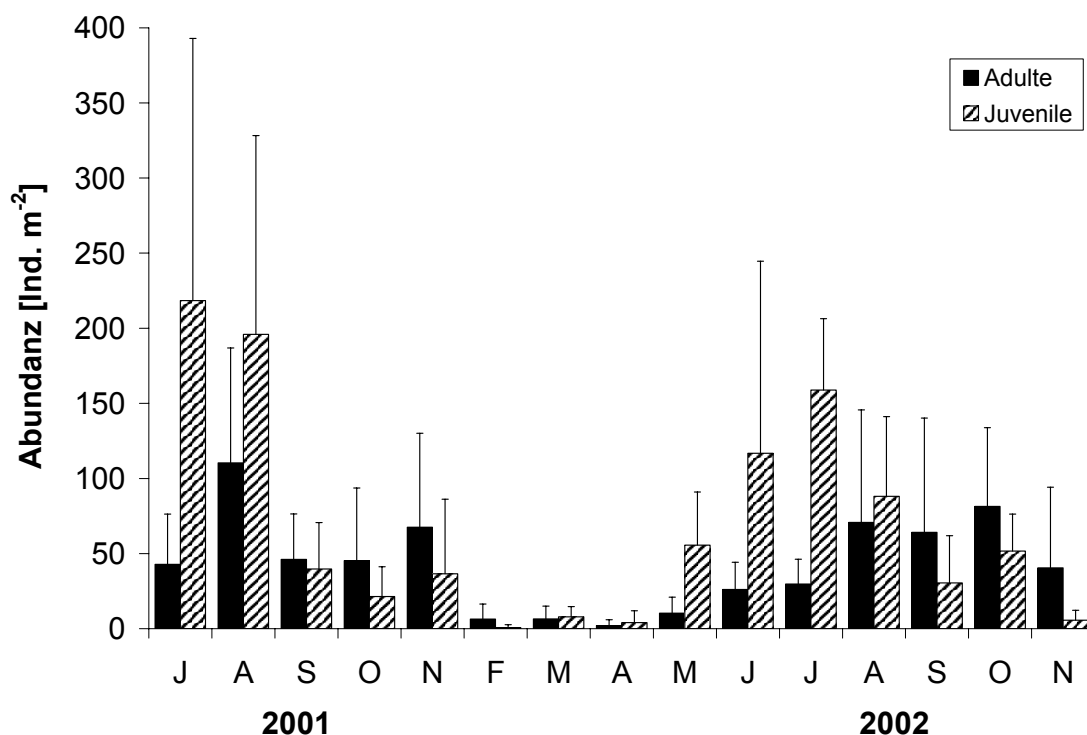


Abbildung 3.2 Monatliche Abundanz von *Mysis relicta* im Breiten Luzin zwischen Juli 2001 und November 2002 (Mittelwerte von Juvenilen und Adulten über alle Probestellen  $\pm$  Standardabweichung,  $n = 10$ ).

Entsprechend der Abundanz von *M. relicta* veränderte sich auch die Biomasse der gesamten Population im Jahresverlauf. So traten hohe Biomassen in den Sommermonaten auf, mit

einem Maximum von  $106,3 \pm 73,3 \text{ mg C m}^{-2}$  im August 2001 (Abb. 3.3). Die geringsten Biomassen wurden im Winter und Frühjahr bestimmt, mit einem Minimum von  $1,7 \pm 3,3 \text{ mg C m}^{-2}$  im April 2002. Die durchschnittliche Biomasse von *M. relicta* im gesamten Untersuchungszeitraum betrug  $35,6 \pm 27,4 \text{ mg C m}^{-2}$ .

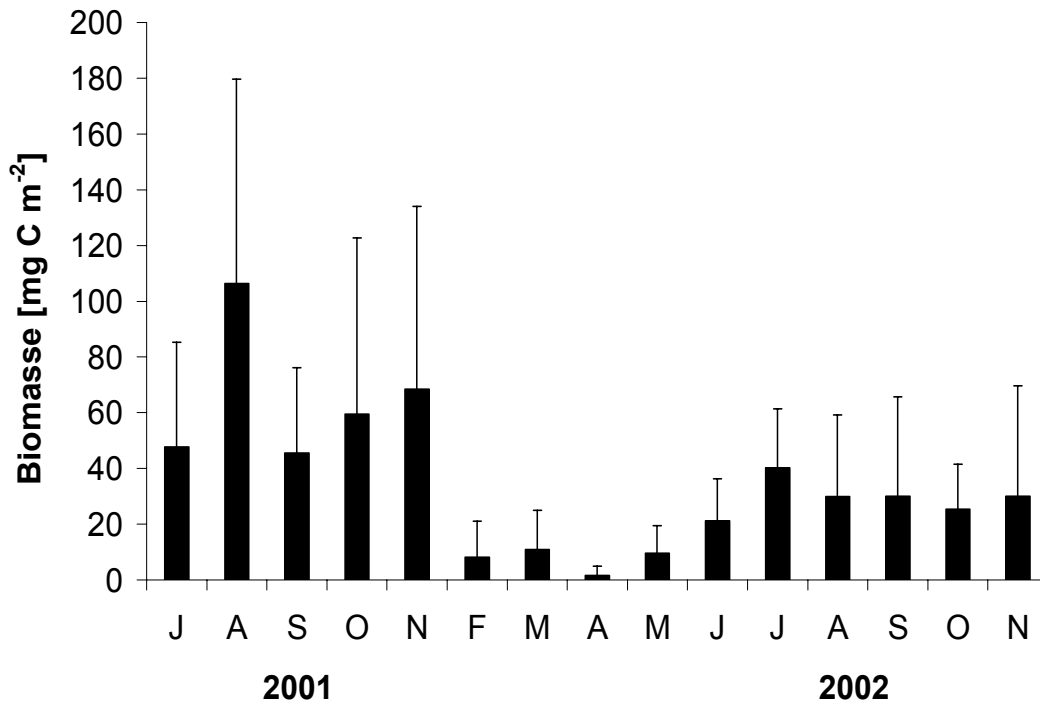


Abbildung 3.3 Monatliche Biomasse ( $\text{mg C m}^{-2}$ ) von *Mysis relicta* im Breiten Luzin zwischen Juli 2001 und November 2002 (Mittelwerte über alle Probestellen  $\pm$  Standardabweichung,  $n = 10$ ).

Insgesamt war die Individuendichte an Probestelle 5, der tiefsten Stelle des Sees, deutlich geringer als an den übrigen vier Probepunkten, die alle bei 25 m Wassertiefe lagen. Darüber hinaus konnten dort kaum adulte Individuen nachgewiesen werden (Abb. 3.4).

Mittels zweifaktorieller ANOVA wurde der gleichzeitige Einfluss saisonaler (Monate) und räumlicher (Probestellen) Faktoren auf die Abundanz von *M. relicta* getestet. Es ergaben sich signifikante Unterschiede in der Dichte von Juvenilen und Adulten sowohl in Bezug auf die verschiedenen Monate (Juvenile:  $F = 41,8$ ,  $df = 14$ ,  $p < 0,001$ ; Adulte:  $9,4$ ,  $df = 14$ ,  $p < 0,001$ ) als auch auf die einzelnen Probestellen (Juvenile:  $F = 28,6$ ,  $df = 4$ ,  $p < 0,001$ ; Adulte:  $F = 19,9$ ,  $df = 4$ ,  $p < 0,001$ ). Beide Faktoren waren dabei nicht unabhängig voneinander, sondern hatten einen wechselseitigen Einfluss auf die Population von *M. relicta* (Juvenile:  $F = 7,9$ ,  $df = 53$ ,  $p < 0,001$ ; Adulte:  $F = 3,1$ ,  $df = 53$ ,  $p < 0,001$ ). Die Abundanzunterschiede in den Monaten beruhten dabei hauptsächlich auf der starken Differenz zwischen dem Maximum im Sommer und dem Minimum im Winter/Frühjahr (Scheffé Post Hoc Test,  $p < 0,05$ ).



Ähnlich war dies bei den Unterschieden der Abundanz an den einzelnen Probestellen, die dadurch zustande kamen, dass *M. relicta* an Probestelle 5 deutlich geringere Dichten aufwies als an den übrigen vier Probestellen (Scheffé Post Hoc Test,  $p < 0,05$ ).

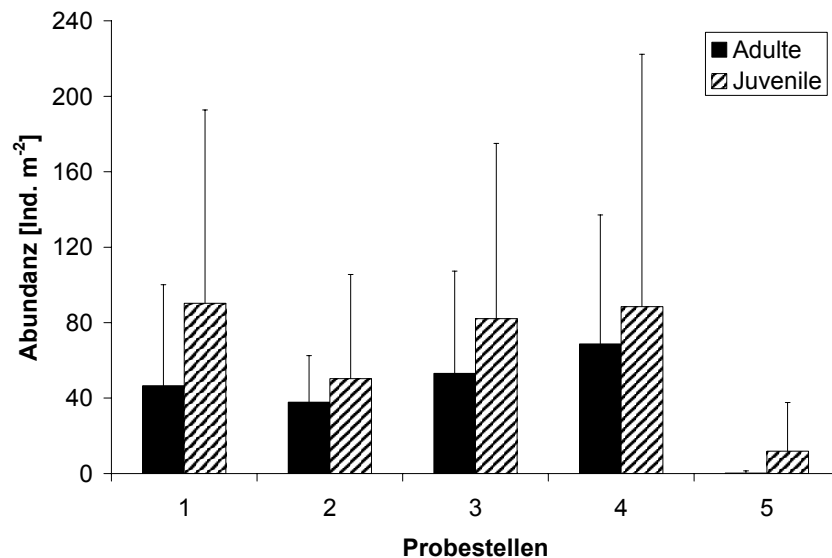


Abbildung 3.4 Abundanz von *Mysis relicta* an den 5 Probestellen im Breiten Luzin zwischen Juli 2001 und November 2002 (Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung von Adulten und Juvenilen,  $n = 30$ ). Die Wassertiefe betrug 25 m an Probestelle 1–4 und 58,5 m an Probestelle 5.

Während der Probenahmen am Tag konnten keine Individuen von *M. relicta* in der Wassersäule nachgewiesen werden. Dagegen war die Art nachts überwiegend in allen Tiefenintervallen verbreitet (Abb. 3.5). Im Oktober und Juli kam *M. relicta* nachts in der gesamten Wassersäule vor. Im Juli traten dabei die höchsten Dichten in den Tiefenbereichen 0-10 m und 10-25 m auf. Im Oktober lag der Populationsschwerpunkt in 10-25 m Tiefe. Im April wurden nur vereinzelte Individuen in 10-25 m Tiefe gefangen. Die Unterschiede in der Abundanz zwischen den drei Tiefenintervallen waren statistisch nicht signifikant (zweifaktorielle ANOVA,  $F = 2,6$ ,  $df = 2$ ,  $p > 0,05$ ), aber die Dichten in den drei Untersuchungsmonaten wiesen signifikante Differenzen auf ( $F = 12,2$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0,001$ ). Die beiden Faktoren „Tiefenintervall“ und „Monat“ waren dabei unabhängig voneinander und zeigten keine wechselseitigen Einflüsse auf die Abundanz von *M. relicta* ( $F = 1,8$ ,  $df = 4$ ,  $p > 0,05$ ). Die saisonalen Differenzen kamen hauptsächlich durch die geringe Abundanz im April zustande. So waren die Unterschiede der Individuendichten zwischen April und Juli sowie zwischen April und Oktober statistisch signifikant (Scheffé Post Hoc Test,  $p < 0,001$ ), die Unterschiede im Juli und Oktober dagegen nicht ( $p > 0,05$ ).

## ERGEBNISSE

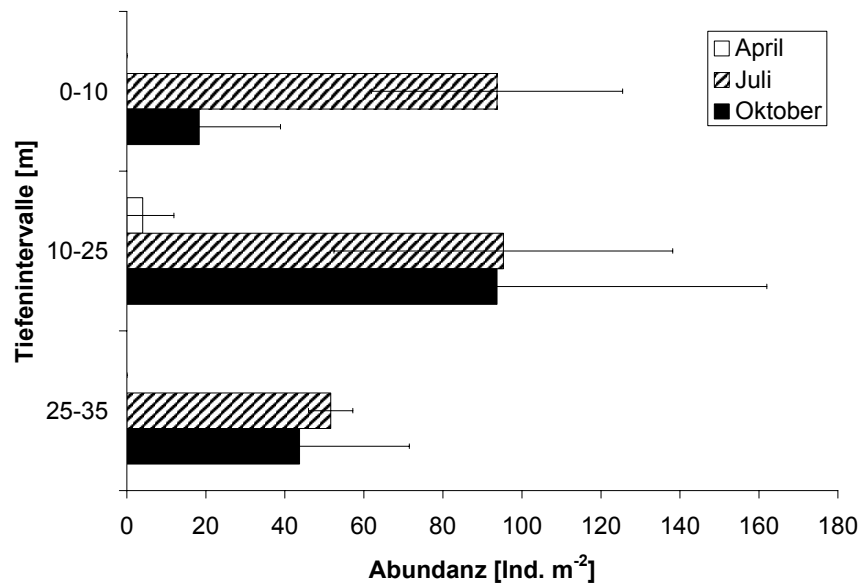


Abbildung 3.5 Nächtliche Verteilung von *Mysis relicta* in verschiedenen Tiefenintervallen im April, Juli und Oktober 2002 im Breiten Luzin (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung,  $n = 4$ ).

Die Längenhäufigkeitsverteilung von *M. relicta* zeigte saisonale Unterschiede zwischen beiden untersuchten Jahren. Die Entwicklung der einzelnen Kohorten war jedoch 2001 weniger deutlich als 2002 (Abb. 3.6). Der Hauptpeak der Jungtiere des Frühjahres 2001 war dennoch in allen untersuchten Monaten erkennbar und lag im November bei einer Körperlänge von 6-11 mm. Im Februar 2002 konnten nur wenige Individuen nachgewiesen werden, die aufgrund ihrer Körperlänge (11-16 mm) der Vorjahrespopulation zugeordnet wurden. In den Fängen im März waren zwei Kohorten der Vorjahrespopulation erkennbar. Die eine wies eine Länge von 8 mm auf, die andere eine Länge von 12-17 mm. Beide Kohorten konnten in den nachkommenden Monaten weiter verfolgt werden, wobei die größten Individuen im August verschwanden. Im März 2002 traten die ersten Jungtiere des Jahres mit einer Körperlänge von 2-4 mm auf. Auch diese Frühjahreskohorte war in den nachfolgenden Monaten weiter erkennbar, wobei die Tiere im November mit einer Länge von 7-10 mm eine ähnliche Körpergröße wie im Jahr 2001 erreichten. Neuer Nachwuchs konnte in fast allen Monaten nachgewiesen werden, 2002 mit höchstem Anteil von Mai bis Juni. In beiden Untersuchungsjahren trat aber noch eine weitere, größere Kohorte von neuen Jungtieren in der Zeit von September bis November auf.

# ERGEBNISSE

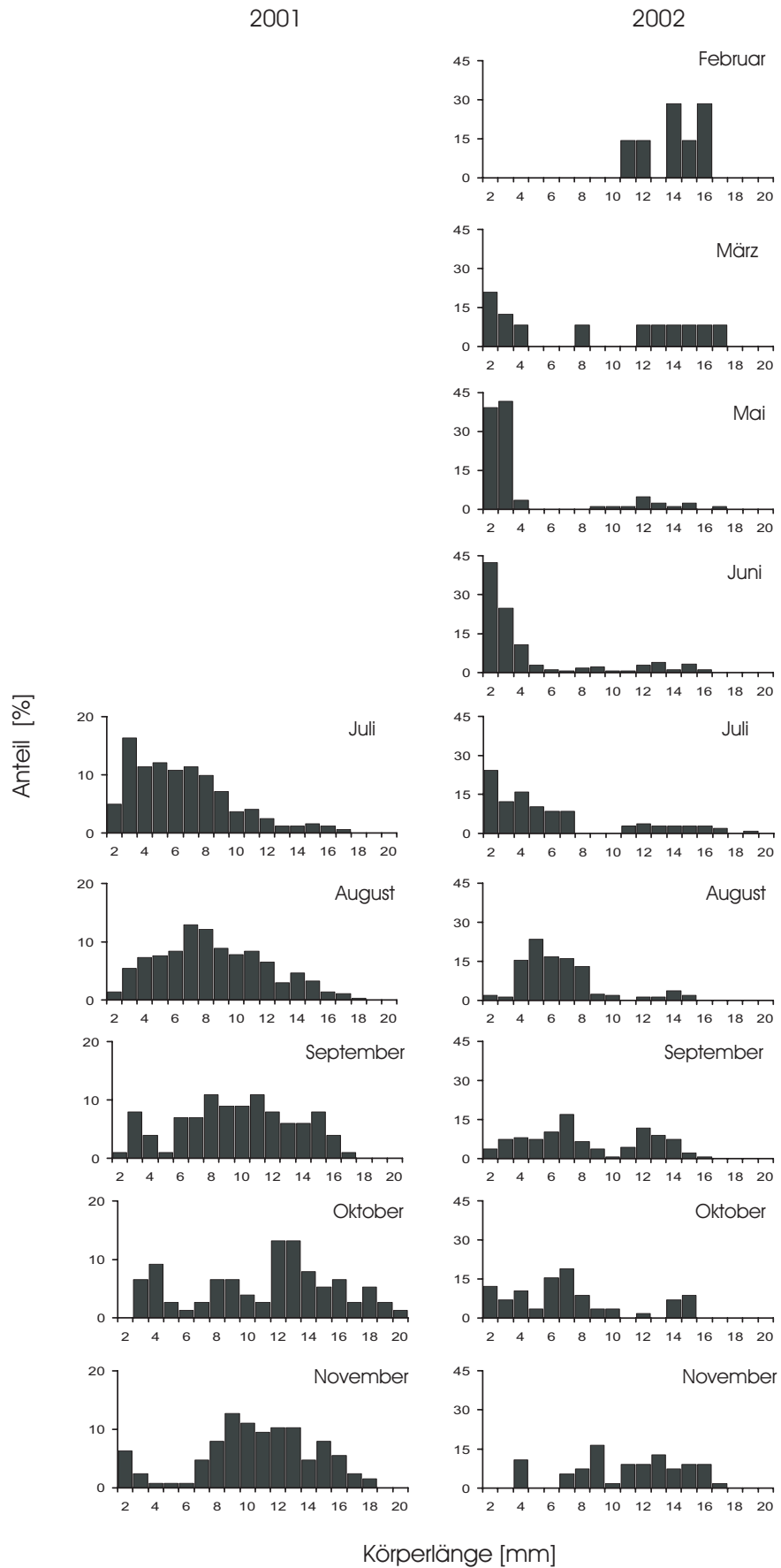


Abbildung 3.6 Längenhäufigkeitsverteilung von *Mysis relicta* im Breiten Luzin zwischen Juli 2001 und November 2002, gefangen in der gesamten Wassersäule während der Nacht an allen Probestellen.

Die Längen-Gewichts-Beziehung von insgesamt 316 Individuen aus Fängen im Oktober 2002 wurde mit einer Exponentialfunktion  $FG [mg] = 0,0084 * L [mm]^{3,12}$  beschrieben (Abb. 3.7).

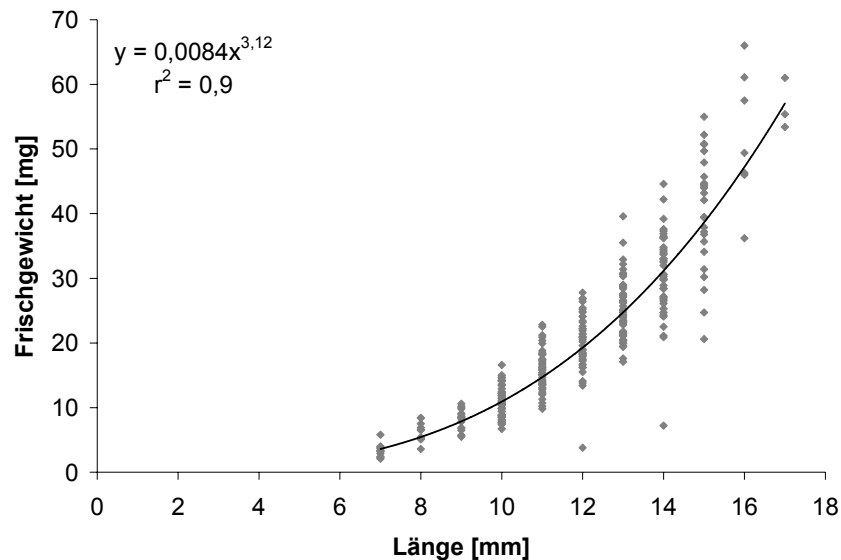


Abbildung 3.7 Längen-Gewichts-Beziehung von *Mysis relicta* im Oktober 2002 aus dem Breiten Luzin, n = 316.

### 3.1.2.2 Schmalen Luzin

*M. relicta* konnte auch im Schmalen Luzin nachgewiesen werden. Hier traten die höchsten Abundanzen im September beider Untersuchungsjahre auf (Abb. 3.8).

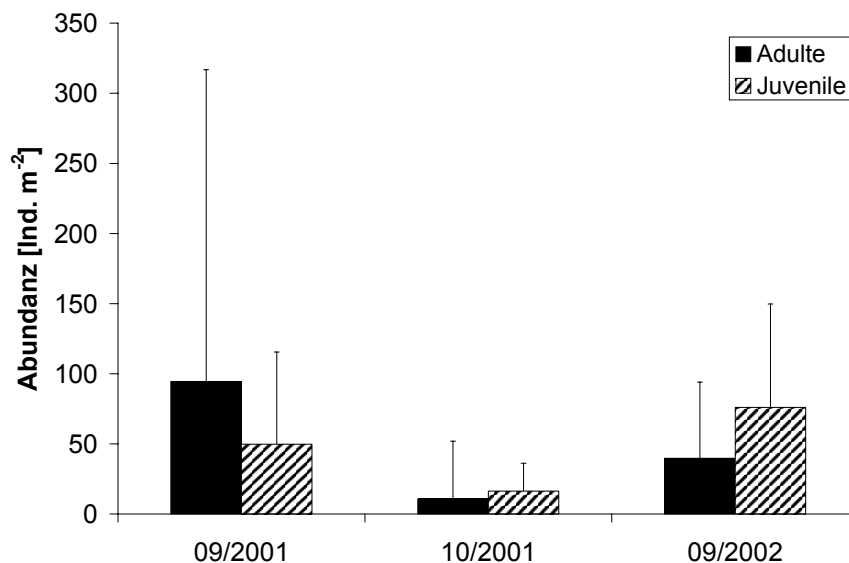


Abbildung 3.8 Abundanz von adulten und juvenilen Individuen von *Mysis relicta* im Schmalen Luzin an den drei Untersuchungsterminen (Mittelwerte über alle Probestellen  $\pm$  Standardabweichung, n = 14).

Die größten Dichten waren im Südteil des Sees, dem Carwitzer Becken, an den Probestellen 4 bis 7 anzutreffen. Hier erreichten die Abundanzen Maxima von  $189,2 \pm 318,6$  Adulten  $\text{m}^{-2}$  und  $127,0 \pm 66,3$  Juvenilen  $\text{m}^{-2}$ . Im Mittelbecken, an den Probestellen 1 bis 3, traten hingegen deutlich geringere Dichten auf (Abb. 3.9). Die Abundanzunterschiede der adulten Individuen zwischen den einzelnen Probestellen und bezüglich der verschiedenen Untersuchungsmonate waren statistisch signifikant (zweifaktorielle ANOVA,  $F = 6,6$ ,  $df = 6$ ,  $p < 0,01$  und  $F = 3,6$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0,05$ ). Außerdem waren beide Faktoren nicht unabhängig voneinander und führten zu wechselseitigen Beeinflussungen der Abundanz von *M. relict*a ( $F = 4,0$ ,  $df = 11$ ,  $p < 0,05$ ). Die Unterschiede der Abundanzen der Probestellen kamen dabei hauptsächlich durch die Differenz zwischen Probestelle 7, der tiefsten und breitesten Stelle des Sees, und allen anderen Probestellen zustande (Scheffé Post Hoc Test,  $p < 0,05$ ). Auch bei den Juvenilen waren signifikante Unterschiede in der Dichte zwischen den verschiedenen Probestellen und in den Monaten nachweisbar (zweifaktorielle ANOVA,  $F = 12,2$ ,  $df = 6$ ,  $p < 0,001$  bzw.  $F = 13,6$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0,001$ ). Gleichzeitig kam es auch zu einem wechselseitigen Einfluss der beiden Faktoren „Probestelle“ und „Monat“ auf die Abundanz ( $F = 4,3$ ,  $df = 11$ ,  $p < 0,05$ ). Die Differenz zwischen den einzelnen Probepunkten war hier aber nicht so deutlich ausgeprägt wie bei den Adulten. Die Unterschiede zwischen den Probestellen 1-3 und 7 sowie zwischen 3 und 5 waren statistisch signifikant (Scheffé Post Hoc Test,  $p < 0,05$ ).

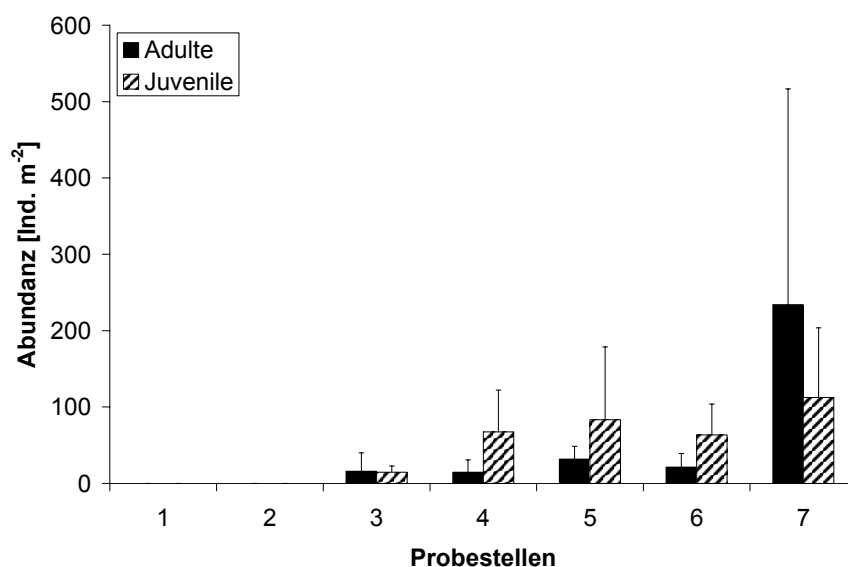


Abbildung 3.9 Abundanz von *Mysis relicta* an den 7 Probestellen im Schmalen Luzin im September 2001/2002 und Oktober 2002 (Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung,  $n = 6$ ). Die Probestellen 1 bis 3 lagen im Mittelbecken, die Probestellen 4 bis 7 im Carwitzer Becken des Sees.

### 3.1.2.3 Zansen

Mit der einmaligen Probenahme im September 2002 konnte auch im Zansen ein Vorkommen von *M. relicta* bestätigt werden. Im Südbecken, Probepunkte 1 bis 3, lag die höchste Dichte der Adulten bei  $59,6 \pm 5,5$ , die der Juvenilen bei  $79,4 \pm 11,2$  Individuen  $\text{m}^{-2}$ . Im Nordbecken, Probestelle 4 bis 5, waren die Dichten der Juvenilen deutlich geringer und es wurden keine Adulten nachgewiesen (Abb. 3.10). Der Mittelwert der Abundanz betrug für Adulte  $21,4 \pm 25,8$  Ind.  $\text{m}^{-2}$  und für Juvenile  $34,1 \pm 29$  Ind.  $\text{m}^{-2}$ .

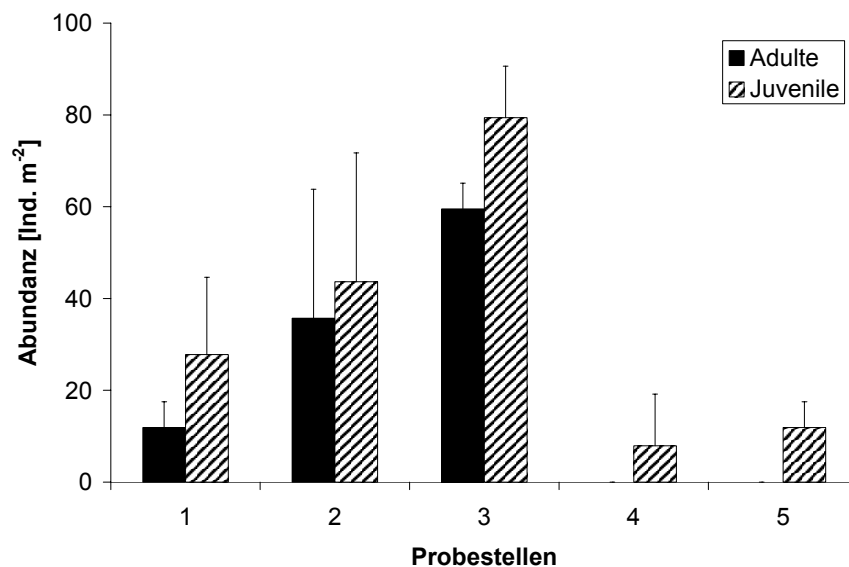


Abbildung 3.10 Abundanz von *Mysis relicta* an den 5 Probestellen im Zansen im September 2002 (Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung,  $n = 2$ ). Probestellen 1-3 lagen im südlichen Becken, Probestellen 4-5 im nordöstlichen Teil des Sees.

### 3.1.3 Bestandsgröße und Verteilung von *Coregonus albula* im Breiten Luzin

Im April betrug der mittlere CPUE der Multimaschen-Kiemennetzen 1-30 Individuen (Abb. 3.11 A). Während der Nacht wurden dabei in allen Tiefenhorizonten höhere Individuenzahlen ermittelt als am Tag. Bei 40 m war ein deutlich geringerer Anteil an *C. albula* in den Netzen vertreten als in den beiden oberen Fangtiefen.

Im Juli lag die durchschnittliche Fangeinheit bei 0-7 Individuen (Abb. 3.11 B). Hier konnten nur in Tiefen von 20 und 40 m mehr Individuen in den Nachtfängen als in den Tagfängen verzeichnet werden. In der Wassertiefe von 3 m wurde *C. albula* nur tagsüber gefangen.

Im Oktober wiesen die Einheitsfänge im Mittel 3–12 Individuen auf (Abb. 3.11 C). Nachts war dabei der Anteil an *C. albula* in den Netzen bei 20 und 40 m höher als am Tag. Dagegen war in 3 m Fangtiefe die Individuenzahl tagsüber höher als nachts.

## ERGEBNISSE

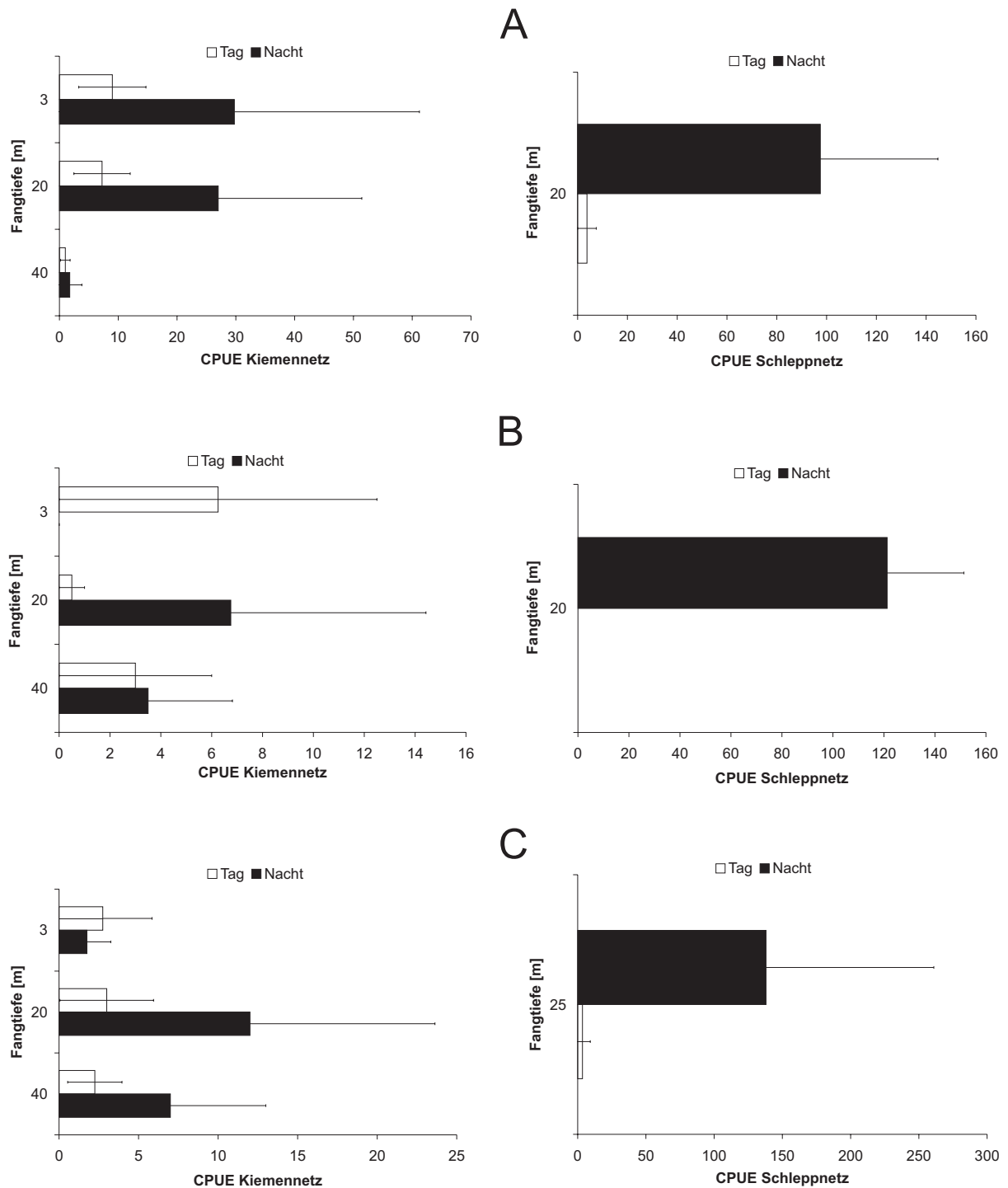


Abbildung 3.11 Einheitsfänge (CPUE) von *Coregonus albula* mit Kiemen- und Schleppnetzen am Tag und während der Nacht im Breiten Luzin in den Monaten April [A], Juli [B] und Oktober [C] 2002 (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung,  $n = 4$ ).

Die Unterschiede in der Anzahl gefangener Individuen bezüglich der drei Monate sowie zwischen Tag- und Nachtfängen waren statistisch signifikant (dreifaktorielle ANOVA,  $F = 5,3$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0,01$  bzw.  $F = 5,8$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0,05$ ). Bezogen auf die drei Tiefenintervalle war jedoch kein genereller Unterschied in der Verteilung von *C. albula* nachzuweisen ( $F = 2,4$ ,  $df = 2$ ,  $p > 0,05$ ). Des Weiteren gab es keine wechselseitigen Beeinflussungen der

Individuenzahl durch die drei Parameter ( $F = 1,0$ ,  $df = 4$ ,  $p > 0,05$ ). Die Differenz in den Untersuchungsmonaten kam hauptsächlich durch die deutlich höhere Anzahl gefangener Fische im April, verglichen mit den beiden anderen Terminen, zustande (Scheffé Post Hoc-Test,  $p < 0,05$ ).

Bei den Schleppnetzen betrug der mittlere Einheitsfang 0-138 Individuen. Dabei hatte die Zeit einen signifikanten Einfluss auf das Fangergebnis (zweifaktorielle ANOVA,  $F = 36,7$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0,001$ ), da nachts generell mehr Individuen gefangen wurden als am Tag (Abb. 3.11 A-C). Die Individuenzahlen in den drei Untersuchungsmonaten unterschieden sich dagegen nicht ( $F = 0,4$ ,  $df = 2$ ,  $p > 0,05$ ).

Die Längen-Gewichts-Beziehung von insgesamt 544 Individuen aller Kiemennetzfänge ließ sich durch die Exponentialfunktion  $FG [g] = 0,0027 L_t [cm]^{3,2966}$  beschreiben (Abb. 3.12).

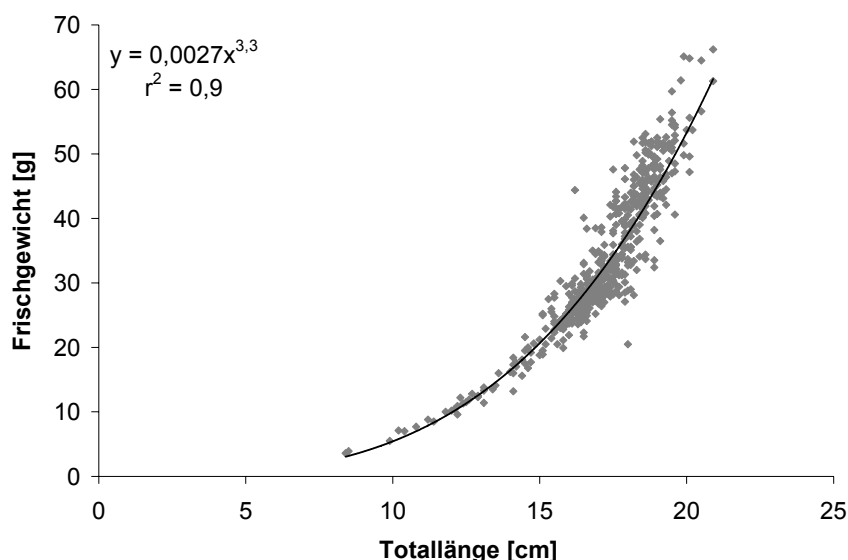


Abbildung 3.12 Längen-Gewichts-Beziehung von *Coregonus albula* aus Kiemennetzfängen im Breiten Luzin 2002,  $n = 544$ .

Während der drei hydroakustischen Befahrungen des Breiten Luzins 2002 wurde eine Gesamtabundanz von *C. albula* zwischen  $0,12 \pm 0,12$  und  $0,38 \pm 0,38$  Ind.  $m^{-2}$  mit einem Mittelwert von  $0,26 \pm 0,13$  Ind.  $m^{-2}$  bestimmt (Abb. 3.13). Dies entspricht  $1247 \pm 1167$  bzw.  $3765 \pm 3829$  Ind.  $ha^{-1}$  und einem Mittelwert von  $2588 \pm 1267$  Ind.  $ha^{-1}$ .

Für die Biomasse wurden Werte zwischen  $335 \pm 353$  und  $676 \pm 645$  mg C  $m^{-2}$  bei einem Durchschnitt von  $543 \pm 182$  mg C  $m^{-2}$  ermittelt (Abb. 3.14). Dies entspricht  $34 \pm 35$  und  $68 \pm 65$  kg Frischgewicht  $ha^{-1}$  (Mittelwert  $54 \pm 18$  kg Frischgewicht  $ha^{-1}$ ).



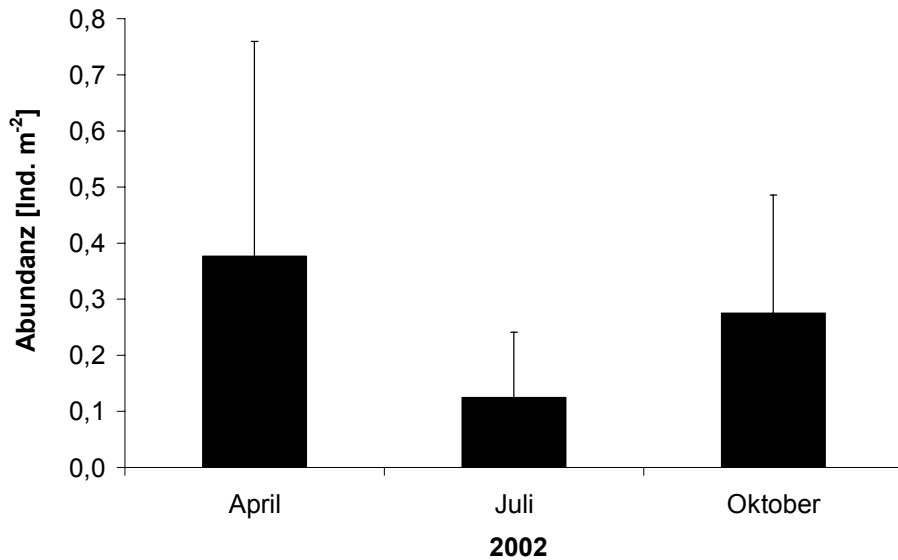


Abbildung 3.13 Abundanz (Ind. m<sup>-2</sup>) von *Coregonus albula* im Breiten Luzin, bestimmt aus drei hydroakustischen Bestandsermittlungen im Jahr 2002 (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung, n = 12).

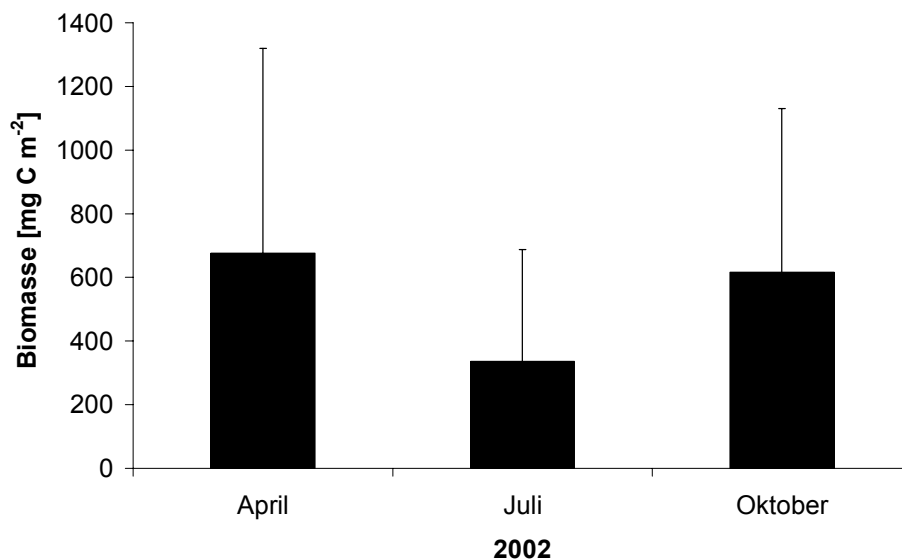


Abbildung 3.14 Biomasse (mg C m<sup>-2</sup>) von *Coregonus albula* im Breiten Luzin, ermittelt aus drei hydroakustischen Bestandsaufnahmen im Jahr 2002 (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung, n = 12).

### 3.1.4 Die Gemeinschaft des Zoo- und Phytoplanktons im Breiten Luzin

Die Zooplanktongemeinschaft im Breiten Luzin setzte sich überwiegend aus Rotatoria, Copepoda und Cladocera zusammen. Die häufig in den Untersuchungen nachgewiesenen Arten sowie deren Einteilung in Gruppen ist in Tabelle 3.2 dargestellt. Die Abundanz aller Zooplankter erreichte im April im Tagesmittel  $386,4 \cdot 10^3$  Ind. m<sup>-3</sup> (101,9 mg C m<sup>-3</sup>) bzw.  $861,6 \cdot 10^4$  Ind. m<sup>-2</sup> (2272 mg C m<sup>-2</sup>). Im Juli betrug das Tagesmittel der Abundanz  $269,6 \cdot 10^3$

Ind. m<sup>-3</sup> (116,8 mg C m<sup>-3</sup>) bzw. 601,2\*10<sup>4</sup> Ind. m<sup>-2</sup> (2604,6 mg C m<sup>-2</sup>) und ging im Oktober auf 69,7\*10<sup>3</sup> Ind. m<sup>-3</sup> (17,2 mg C m<sup>-3</sup>) bzw. 155,5\*10<sup>4</sup> Ind. m<sup>-2</sup> (383,6 mg C m<sup>-2</sup>) zurück.

Tabelle 3.2 Die im Breiten Luzin häufig vorkommenden zooplanktischen Organismen und ihre Einteilung in Gruppen.

Art	Gruppe
Naupliusstadien Copepoda	Nauplien
Cyclopoida: <i>Cyclops</i> spp. <i>Cyclops vicinus</i> <i>Thermocyclops oithonoides</i> <i>Mesocyclops leuckarti</i> <i>Acanthocyclops robustus</i> <i>Diacyclops bicuspidatus</i>	Copepoda
Calanoida: <i>Eurytemora lacustris</i> <i>Eudiaptomus gracilis</i>	
<i>Daphnia</i> spp. <i>Daphnia cucullata</i> <i>Daphnia hyalina</i>	<i>Daphnia</i> spp.
<i>Bosmina coregoni</i> <i>Bosmina longirostris</i>	<i>Bosmina</i> spp.
<i>Leptodora kindtii</i>	<i>L. kindtii</i>
<i>Bythotrephes longimanus</i>	<i>B. longimanus</i>
<i>Keratella quadrata</i> <i>Keratella cochlearis</i> <i>Kellicottia longispina</i> <i>Filinia longiseta</i> <i>Polyarthra</i> spp. <i>Notholca</i> spp. <i>Asplanchna</i> spp. <i>Trichocerca</i> spp.	Rotatoria
<i>Chydorus sphaericus</i> <i>Diaphanosoma brachyurum</i>	
	andere

Die Rotatoria wiesen an allen Untersuchungsterminen die höchste Abundanz auf. Die maximale Dichte dieser Gruppe wurde im April beobachtet (Tab. 3.3). Die dominierenden Arten waren *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Polyarthra* spp. Zweithäufigste Gruppe im April waren die Nauplien der Copepoda. Im Juli und Oktober hatten allerdings die adulten und Copepoditstadien der Copepoda höhere Abundanzen, wobei letztere ihr Maximum im Juli aufwiesen. Hier waren die vorherrschenden Arten *Cyclops* spp., *Cyclops vicinus*, *Mesocyclops leuckartii*, *Thermocyclops oithonoides* und *Eurytemora lacustris*. Die Dichte von *Daphnia* spp., *Bosmina* spp. und *Leptodora kindtii* erreichte im Juli ihren Höhepunkt, aber die Werte lagen deutlich unter denen der Rotatoria und Copepoda. Die Biomasse betreffend dominierten die Copepoda in allen drei Monaten, wobei Maximalwerte im Juli auftraten. Die zweithöchste

Biomasse wiesen die Nauplien auf, gefolgt von den Rotatoria. Im Juli allerdings wiesen *Daphnia* spp. und *L. kindtii* höhere Biomassen auf als die Rotatoria.

Tabelle 3.3 Mittlere Gesamtabundanz (Ind. m<sup>-3</sup>) und Biomasse (mg C m<sup>-3</sup>) ± Standardabweichung der häufigsten Zooplanktongruppen im Breiten Luzin im April, Juli und Oktober 2002 (n = 4).

	April			
	Ind.*10 <sup>3</sup> m <sup>-3</sup>	mg C m <sup>-3</sup>	Ind.*10 <sup>4</sup> m <sup>-2</sup>	mg C m <sup>-2</sup>
<b>Copepoda</b>	34,8 ± 11,6	64,7 ± 38,0	77,6 ± 25,9	1442,8 ± 847,4
<b>Nauplien</b>	75,9 ± 27,4	22,8 ± 8,2	169,3 ± 61,1	508,4 ± 182,9
<b><i>Bosmina</i> spp.</b>	1,6 ± 0,8	1,3 ± 0,3	3,6 ± 1,8	29,0 ± 6,7
<b><i>Daphnia</i> spp.</b>	0,5 ± 0,4	1,3 ± 1,9	1,1 ± 0,9	29,0 ± 42,4
<b><i>L. kindtii</i></b>	--	--	--	--
<b>Rotatoria</b>	273,6 ± 107,2	11,9 ± 11,8	610,1 ± 239,1	265,4 ± 263,1
	Juli			
	Ind.*10 <sup>3</sup> m <sup>-3</sup>	mg C m <sup>-3</sup>	Ind.*10 <sup>4</sup> m <sup>-2</sup>	mg C m <sup>-2</sup>
<b>Copepoda</b>	68,4 ± 25,7	79,1 ± 71,8	152,5 ± 57,3	1763,9 ± 1601,1
<b>Nauplien</b>	39,5 ± 11,6	14,2 ± 4,2	88,1 ± 25,9	316,7 ± 93,7
<b><i>Bosmina</i> spp.</b>	6,1 ± 3,6	3,2 ± 1,9	13,6 ± 8,1	71,4 ± 42,4
<b><i>Daphnia</i> spp.</b>	2,3 ± 1,2	6,4 ± 3,9	5,1 ± 2,7	142,7 ± 87,0
<b><i>L. kindtii</i></b>	0,7 ± 0,3	9,1 ± 4,2	1,6 ± 0,7	202,9 ± 93,7
<b>Rotatoria</b>	143,0 ± 48,2	4,9 ± 5,3	318,9 ± 107,5	109,3 ± 118,2
	Oktober			
	Ind.*10 <sup>3</sup> m <sup>-3</sup>	mg C m <sup>-3</sup>	Ind.*10 <sup>4</sup> m <sup>-2</sup>	mg C m <sup>-2</sup>
<b>Copepoda</b>	15,3 ± 3,0	12,1 ± 6,9	34,1 ± 6,7	269,8 ± 153,9
<b>Nauplien</b>	6,8 ± 2,0	2,6 ± 0,6	15,2 ± 4,5	58,0 ± 13,4
<b><i>Bosmina</i> spp.</b>	0,2 ± 0,09	0,2 ± 0,07	0,5 ± 0,2	4,5 ± 1,6
<b><i>Daphnia</i> spp.</b>	0,2 ± 0,1	0,5 ± 0,2	0,5 ± 0,2	11,2 ± 4,5
<b><i>L. kindtii</i></b>	0,01 ± 0,01	0,1 ± 0,08	0,02 ± 0,02	2,2 ± 1,8
<b>Rotatoria</b>	51,1 ± 15,7	1,8 ± 1,3	114,0 ± 35,0	40,1 ± 29,0

Die Analyse zur Vertikalverteilung des Zooplanktons zeigte, dass sich im April und Juli durchschnittlich 60–80 % der verschiedenen Gruppen in Wassertiefen zwischen 0 und 10 m aufhielten (Abb. 3.15). Im Oktober waren hingegen nur etwa 30–60 % der jeweiligen Gruppen in der obersten Tiefenstufe nachzuweisen. Ein größerer Anteil von *Daphnia* spp., *Bosmina* spp. und Rotatoria wurde stattdessen in Tiefen von 25 bis 35 m gefangen. *L. kindtii* war hier dagegen ausschließlich im mittleren Tiefenhorizont (10–25 m) anzutreffen.

## ERGEBNISSE

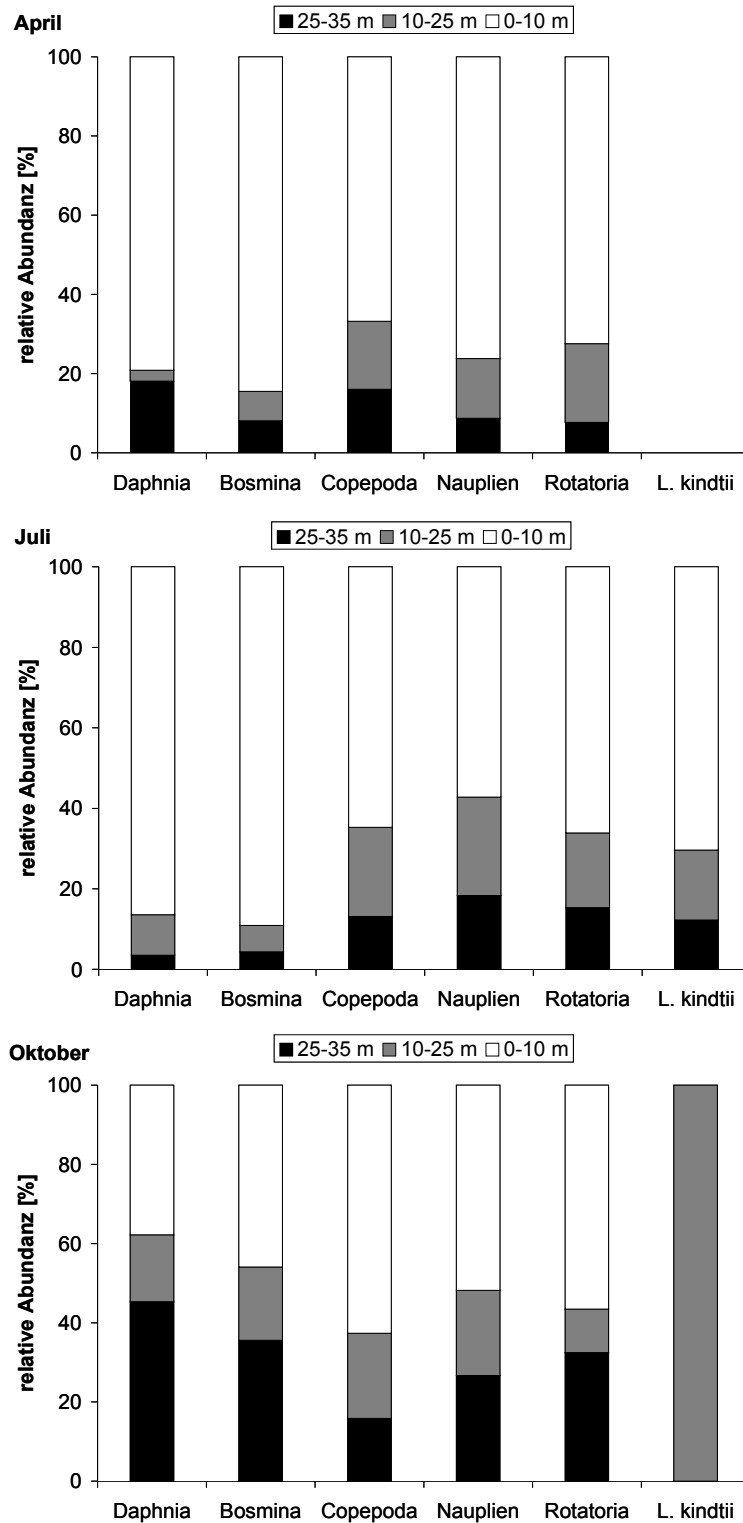


Abbildung 3.15 Prozentuale Verteilung von Zooplanktongruppen in den verschiedenen Tiefenhorizonten des Breiten Luzins in den Monaten April, Juli und Oktober 2002.

Der Jahresverlauf des Crustaceenplanktons war in den Wassertiefen von 0-25 m durch ein Frühjahresmaximum im Zeitraum Mai-Juni charakterisiert, wobei die Biomasse kurzfristig auf mehr als  $100 \text{ mg C m}^{-3}$  anstieg (Abb. 3.16). Die weitere Entwicklung wurde durch einen stetigen Rückgang des gesamten Bestandes bis auf Werte von  $20 \text{ mg C m}^{-3}$  gekennzeichnet.

Dieses Bild deckt sich auch mit den bereits dargestellten Ergebnissen der Aufnahmen des gesamten Zooplanktons im April, Juli und Oktober 2002 (Tab.3.3). Im Tiefenwasser (25-55 m) bewegten sich die Biomassen über den gesamten Untersuchungszeitraum zwischen 20 und 40 mg C m<sup>-3</sup>. Bestandtragende Formen waren hier die cyclopoiden Copepoda, während in den oberen Wasserschichten neben diesen auch die Gattung *Daphnia* spp. in den Sommermonaten eine größere Rolle spielte.

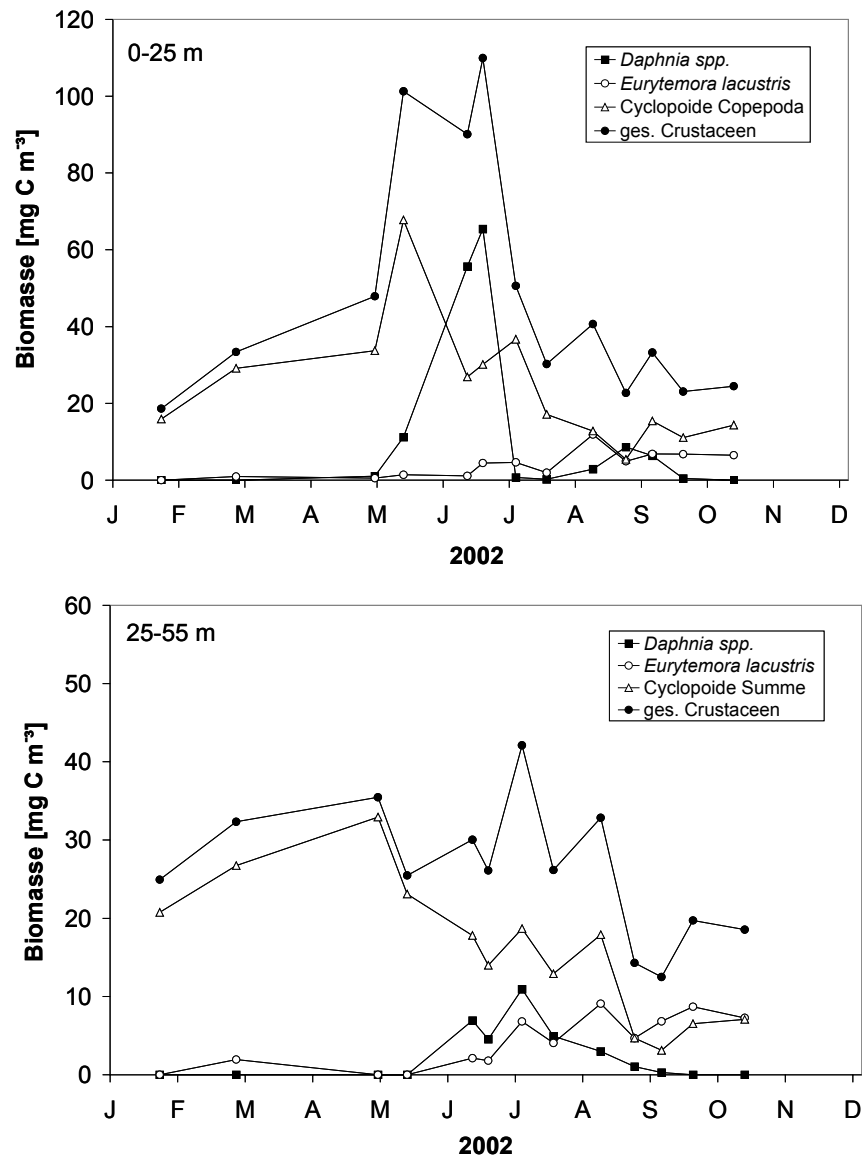


Abbildung 3.16 Biomasse des Crustaceenplanktons im Breiten Luzin 2002 in den Tiefen 0-25 m und 25-55 m.

Das Phytoplankton in der euphotischen Zone des Breiten Luzins wurde 2002 ganzjährig von filamentösen Cyanophyceae dominiert (Abb. 3.17). Diese erreichten das Hauptmaximum ihrer Biomasse mit 3,3 mg l<sup>-1</sup> im Mai. Ein zweites Maximum mit 3,1 mg l<sup>-1</sup> konnte Ende

Oktober ermittelt werden, während das Minimum der Biomasse mit  $0,7 \text{ mg l}^{-1}$  Anfang Oktober auftrat. Als dominante Arten konnten *Planktothrix rubescens* und *Aphanizomenon gracile* ermittelt werden. Die anderen Phytoplanktongruppen wiesen geringere Biomassen auf. Die Bacillariophyceae mit *Stephanodiscus neoastrea*, *S. minutulus* und *Cyclotella comensis* traten nur im Frühjahr mit einem Maximum von  $0,7 \text{ mg l}^{-1}$  im März und im Spätherbst auf. Die Chlorophyceae zeigten im Vergleich zu anderen Phytoplanktongruppen keine starken saisonalen Schwankungen. Ihre Biomassen lagen zwischen  $0,3$  und  $0,05 \text{ mg l}^{-1}$ . Dinophyceae traten nur im Spätherbst mit Biomassen von  $0,2 \text{ mg l}^{-1}$  auf. Cryptophyceae wiesen ein Maximum von  $0,6 \text{ mg l}^{-1}$  im Mai auf, während ein Minimum von  $0,02 \text{ mg l}^{-1}$  im September bestimmt wurde. Die Chrysophyceae wurden nur im Mai, Juli und September nachgewiesen, ihre maximale Biomasse trat dabei im Juli auf und betrug  $0,2 \text{ mg l}^{-1}$ .

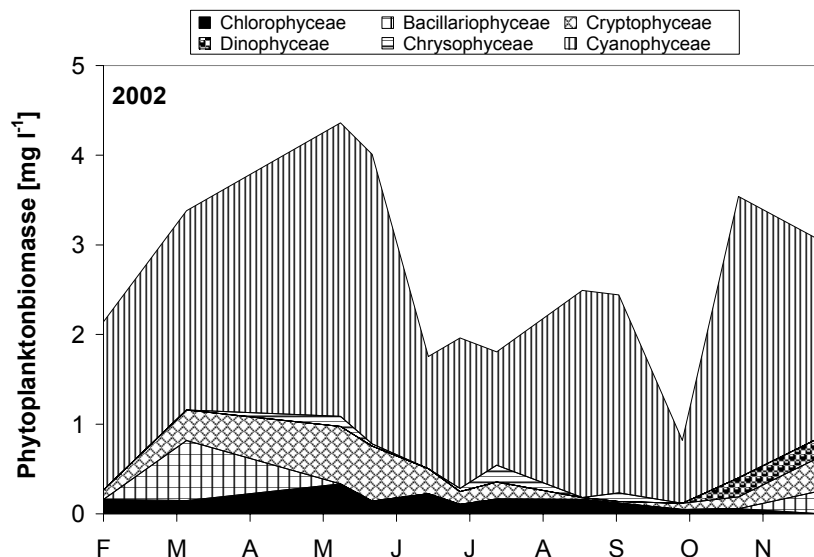


Abbildung 3.17 Frischmasse des Phytoplanktons in der euphotischen Zone (0-5 m) des Breiten Luzins im Jahr 2002.

## 3.2 Untersuchungen zu den trophischen Beziehungen im Nahrungsnetz

### 3.2.1 Nahrungszusammensetzung und Selektivität von *Mysis relicta* und *Coregonus albula* im Breiten Luzin

#### 3.2.1.1 *Mysis relicta*

In den Mägen von *M. relicta* wurden Organismen gefunden, die dem Zoo- und Phytoplankton zugeordnet werden konnten. Fragmente von Copepoda bildeten den Hauptanteil (47–57 %) der Mageninhalte von *M. relicta* in allen drei Untersuchungsmonaten (Abb. 3.18). Daneben wurden auch Rotatoria als Nahrung genutzt, ihr Anteil war jedoch deutlich geringer als der

von Copepoda (8–10 %). Das Vorkommen von Cladocera (*Daphnia* spp. und *Bosmina* spp.) in den Mägen variierte saisonal (1–10 %). Sie wurden im April und Oktober nur selten aufgenommen, machten aber im Juli einen Anteil von 10 % der Nahrung aus.

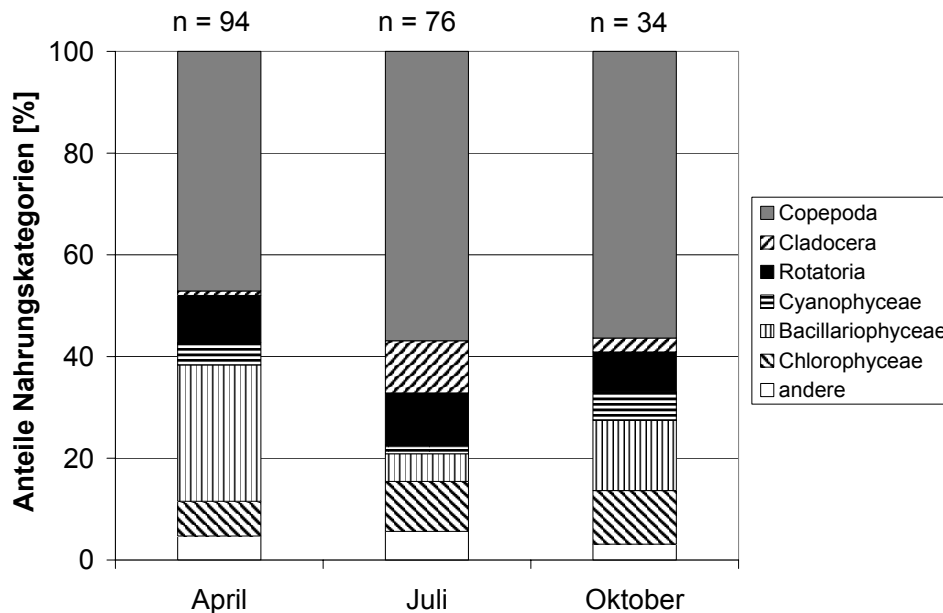


Abbildung 3.18 Durchschnittliche Anteile gezählter Nahrungspartikel im Verdauungstrakt von *Mysis relicta* aus dem Breiten Luzin im April, Juli und Oktober 2002 (n = Anzahl untersuchter Därme).

Das Phytoplankton betreffend wurden Chlorophyceae (7–11 %), Cyanophyceae (4–5 %) und Bacillariophyceae konsumiert. Letztere zeigten größere saisonale Unterschiede. So betrug deren Anteil im April 27 %, im Juli 5 % und im Oktober 14 %. Die Nahrungskategorie „andere“, welche vereinzelt auftretende Organismen des Zoo- und Phytoplanktons oder Pollen (*Pinus* spp.) beinhaltete, wies einen Anteil von 3–6 % auf. Unidentifiziertes organisches Material machte insgesamt 6–10 % der Gesamtnahrung aus. Die saisonalen Unterschiede in der Anzahl der Nahrungspartikel aus den verschiedenen Nahrungskategorien in den Mägen von *M. relicta* waren statistisch signifikant (Kruskal-Wallis H-Test,  $p < 0,01$ ), außer für die Chlorophyceae und die Kategorie „andere“ ( $p > 0,05$ ).

*M. relicta* selektierte *Daphnia* spp. und *Bosmina* spp. im gesamten Untersuchungszeitraum positiv (Abb. 3.19). Die Selektivität bei den Copepoda wechselte hingegen saisonal. Sie wurden im April und Oktober bevorzugt aufgenommen, aber im Juli, zum Zeitpunkt ihrer höchsten Abundanz im Breiten Luzin, negativ selektiert. Die Nauplien der Copepoda wurden immer gemieden. Die Rotatoria betreffend gab es saisonale Unterschiede, sie wurden im April und Juli nicht selektiv aufgenommen, im Oktober aber negativ selektiert.

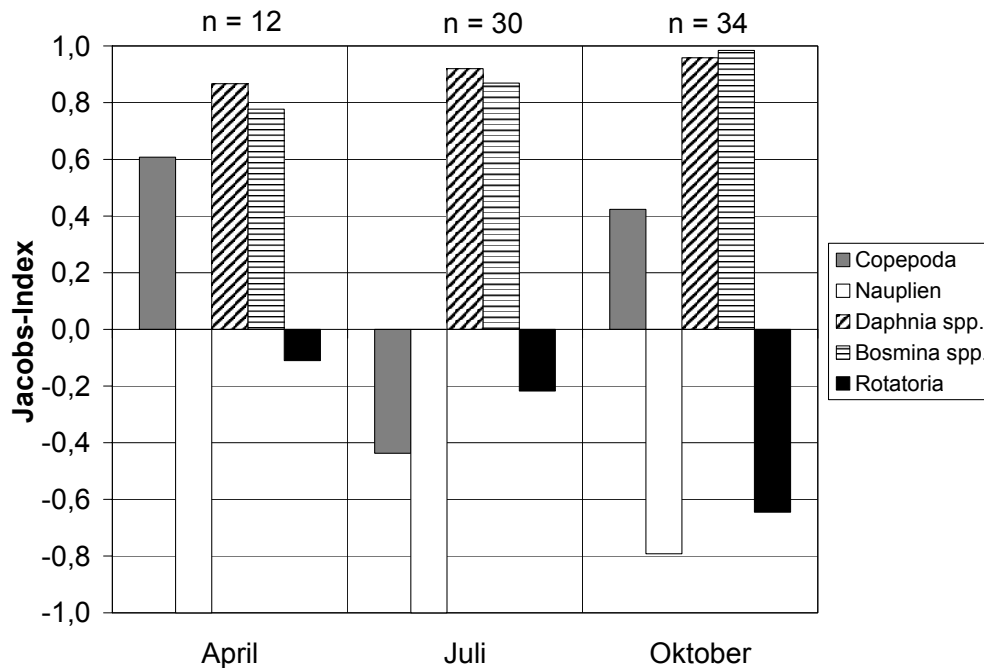


Abbildung 3.19 Nahrungsselektivität (Jacobs-Index) von *Mysis relicta* im Breiten Luzin in den Monaten April, Juli und Oktober 2002 (n = Anzahl der Därme).

### 3.2.1.2 *Coregonus albula*

In den Untersuchungsmonaten April, Juli und Oktober 2002 bildeten Copepoda mit 45–81 % den größten Biomasseanteil in der Nahrung von *C. albula* (Abb. 3.20). Auch *M. relicta* wurde in allen drei Monaten konsumiert (5–26 %). Ihr Anteil in der Nahrung nahm zum Sommer und Herbst hin zu. Trotz geringerer Abundanz im Vergleich zu den Copepoda, ernährten sich manche Individuen von *C. albula* exklusiv von *M. relicta*. Die Anteile der anderen Nahrungsorganismen variierten verstärkt saisonal. Dabei bildeten die Cladocera, wie *Daphnia* spp., *Bosmina* spp. und *L. kindtii* hauptsächlich dann höhere Biomasseanteile in der Nahrung aus, wenn ihre Dichte im See entsprechend hoch war. So hatte *Daphnia* spp. quantitativ nur im Juli eine Bedeutung in der Ernährung von *C. albula* (10 %). *Bosmina* spp. wurde im April und Juli in höheren Anteilen konsumiert (6–10 %), kam aber nur vereinzelt in den Magenproben vom Oktober vor. *Leptodora kindtii* wurde nur im Juli aufgenommen (3 %). Dagegen wurde *Bythotrephes longimanus* hauptsächlich in den Magenproben im Oktober nachgewiesen (7 %). Obwohl der Anteil der beiden letztgenannten Arten in der Nahrung von *C. albula* gering war, kam es hier ebenfalls vor, dass die Mägen einzelner Fische nahezu ausschließlich mit diesen Organismen gefüllt waren. Insektenlarven (Chironomidae) wurden nur im April mit geringem Anteil (2 %) in den Mägen von *C. albula* gefunden. Die Kategorie „andere“ umfasste vereinzelt auftretende Nahrungsbestandteile, welche einen Anteil von 5–17 % aufwiesen. Mit Ausnahme der Gruppe „andere“ ( $p > 0,05$ ) waren die saisonalen



Unterschiede im relativen Biomasseanteil der verschiedenen Nahrungskategorien in den Mägen von *C. albula* statistisch signifikant (Kruskal-Wallis H-Test,  $p < 0,01$ ).

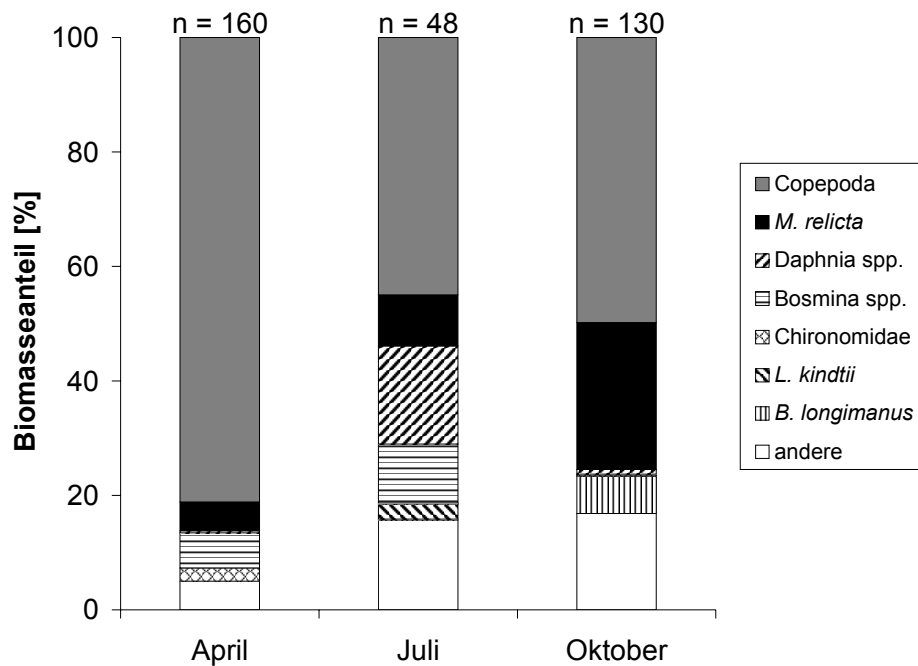


Abbildung 3.20 Durchschnittliche Biomasseanteile der Nahrungsbestandteile von *Coregonus albula* aus dem Breiten Luzin im April, Juli und Oktober 2002 (n = Anzahl untersuchter Mägen).

*C. albula* zeigte eine grundsätzliche Präferenz für *M. relicta* in allen untersuchten Monaten (Abb. 3.21). Demgegenüber stand eine generelle Meidung von Nauplien der Copepoda. Die Selektivität bei den anderen Beuteorganismen variierte saisonal. *B. longimanus* wurde nur im Juli und Oktober positiv selektiert. *Daphnia* spp. und *L. kindtii* wurden im Juli positiv selektiert, wo sie auch mit höchster Abundanz im Gewässer auftraten (Tab. 3.3, Kapitel 3.4). Dagegen wurden diese im April und Oktober nicht selektiv gefressen. *L. kindtii* wurde im Oktober sogar gemieden. Ein umgekehrtes Bild zeigte sich bei den Copepoda, die von *C. albula* im April und Oktober positiv selektiert wurden. Im Juli, als das Abundanzmaximum im See beobachtet wurde, konnte allerdings keine Präferenz oder Meidung dieser Gruppe verzeichnet werden. Auch *Bosmina* spp. wurde im Juli, in der Zeit der höchsten Individuendichte in der Wassersäule, nicht selektiv aufgenommen. Sie wurde im April bevorzugt, im Oktober dagegen gemieden.

## ERGEBNISSE

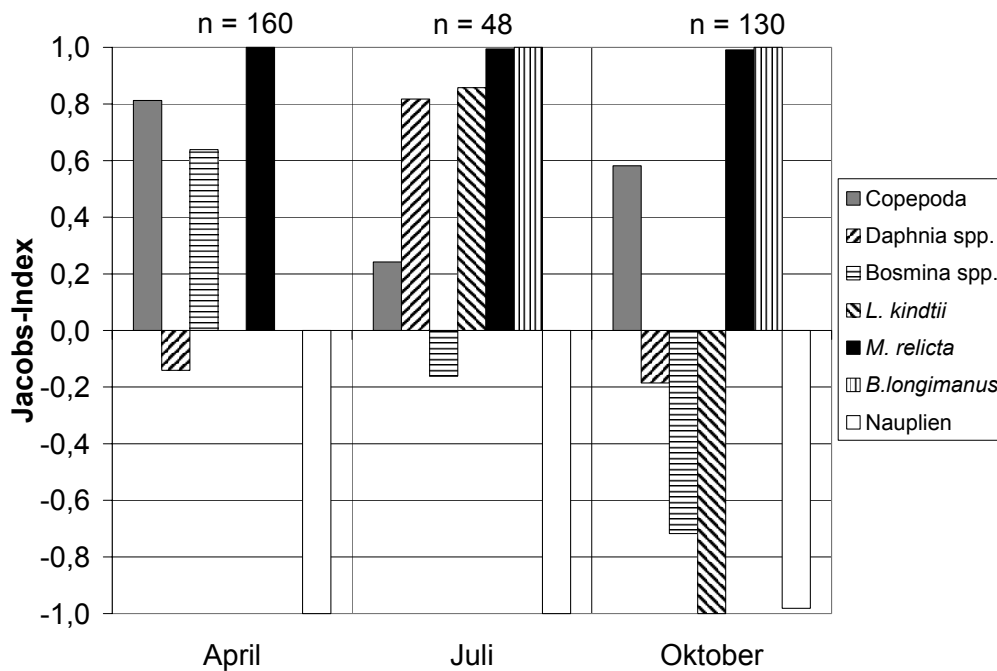


Abbildung 3.21 Nahrungsselektivität (Jacobs-Index) von *Coregonus albula* aus dem Breiten Luzin im April, Juli und Oktober 2002 (n = Anzahl der untersuchten Mägen).

Im Tag-Nacht-Vergleich der Nahrungszusammensetzung von *C. albula* zeigten sich mit Blick auf die gesamte Untersuchungsperiode keine generellen Unterschiede. Der Anteil einzelner Beuteorganismen variierte jedoch in Abhängigkeit von den Untersuchungsmonaten (Abb. 3.22). So war im April der Anteil an *Bosmina* spp. während der Nacht etwas höher als am Tag (U-Test,  $p < 0,05$ ). Larven der Chironomidae waren dafür in den am Tag genommen Proben stärker vertreten. Die Unterschiede waren aber statistisch nicht signifikant (U-Test,  $p > 0,05$ ). Im Juli spielten Cladocera, besonders *Daphnia* spp. und *Bosmina* spp., nachts eine größere Rolle in der Ernährung von *C. albula* als am Tag. Allerdings waren nur die Unterschiede *Daphnia* spp. betreffend statistisch signifikant (U-Test,  $p < 0,05$ ). Dagegen enthielten die Mägen aus Tagfängen mehr Copepoda als die aus Nachtfängen, wobei dieses Ergebnis nicht statistisch bewiesen werden konnte (U-Test,  $p > 0,05$ ). Im Oktober nahm der Anteil von *M. relicta* von 22 % in der Nacht auf 33 % am Tag zu. Diese Differenz war aber ebenfalls nicht signifikant (U-Test,  $p > 0,05$ ). Auch bezüglich *Daphnia* spp. war in den Mägen der am Tag gefangenen Fische ein höherer Anteil zu verzeichnen als in denen der Nachtfänge (U-Test,  $p < 0,05$ ). Dies traf ebenso auf die Kategorie „andere“ zu (U-Test,  $p < 0,05$ ).

## ERGEBNISSE

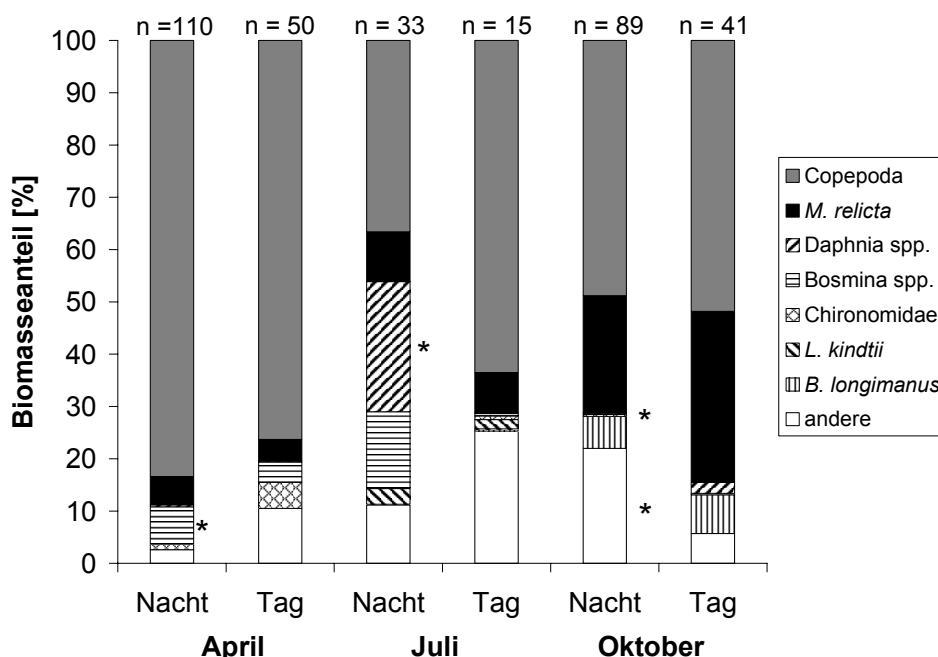


Abbildung 3.22 Durchschnittliche Biomasseanteile der Nahrungsbestandteile von *Coregonus albula* am Tag und in der Nacht im April, Juli und Oktober 2002 im Breiten Luzin. \* = signifikant unterschiedliche Nahrungsanteile tags und nachts (U-Test,  $p < 0,05$ ); n = Anzahl untersuchter Mägen.

Die Nahrungszusammensetzung von *C. albula* variierte mit der Fangtiefe (Abb. 3.23). So wiesen im April die Anteile der Beuteorganismen in den Mägen der Fische aus verschiedenen Fangtiefen signifikante Unterschiede auf (Kruskal-Wallis-Test,  $p < 0,05$ ). Copepoda wurden mit zunehmender Wassertiefe weniger konsumiert und ihr Anteil in der Nahrung war zwischen allen Tiefenhorizonten unterschiedlich (U-Test,  $p < 0,05$ ). Der Anteil von *Daphnia* spp. war zwischen den Tiefen 3 und 20 m verschieden (U-Test,  $p < 0,05$ ). *Bosmina* spp. zeigte unterschiedliche Anteile in den Mägen aus 3 und 40 m sowie aus 20 und 40 m Tiefe (U-Test,  $p < 0,001$ ). Für die Chironomidae wurde eine Differenz im Anteil zwischen Mägen aus 20 und 40 m Tiefe bestätigt (U-Test,  $p < 0,05$ ). Proben aus der Fangtiefe von 40 m beinhalteten einen höheren Anteil an *M. relicta* gegenüber allen anderen Proben (U-Test,  $p < 0,001$ ).

Im Juli traten bezüglich der Fangtiefe signifikante Unterschiede in den Mägen von *C. albula* nur im Fall von *L. kindtii* auf (Kruskal-Wallis-Test,  $p < 0,05$ ). Hier war der Anteil der Art in Mägen aus 3 m Tiefe verschieden von dem in Mägen aus den anderen Tiefenstufen (U-Test,  $p < 0,05$ ). *Daphnia* spp. hatte hohe Anteile in der Nahrung der Fische aus 40 m Tiefe. Ähnlich hohe Anteile wies *Bosmina* spp. in den Fängen aus 20 m Wassertiefe auf. Statistisch ließen sich die Unterschiede der Anteile beider Arten bezüglich der verschiedenen Tiefenhorizonte allerdings nicht belegen (U-Test,  $p > 0,05$ ). *M. relicta* trat hier nur in Mägen aus 20 und 40 m Tiefe auf. Die Nahrung in 3 m Tiefe war durch den hohen Anteil an der Rubrik „andere“

geprägt. Da es sich hier vornehmlich um nicht klassifizierbares Material handelte und die Stichprobe nur aus 4 Individuen bestand, wurde von einer weiteren Betrachtung abgesehen.

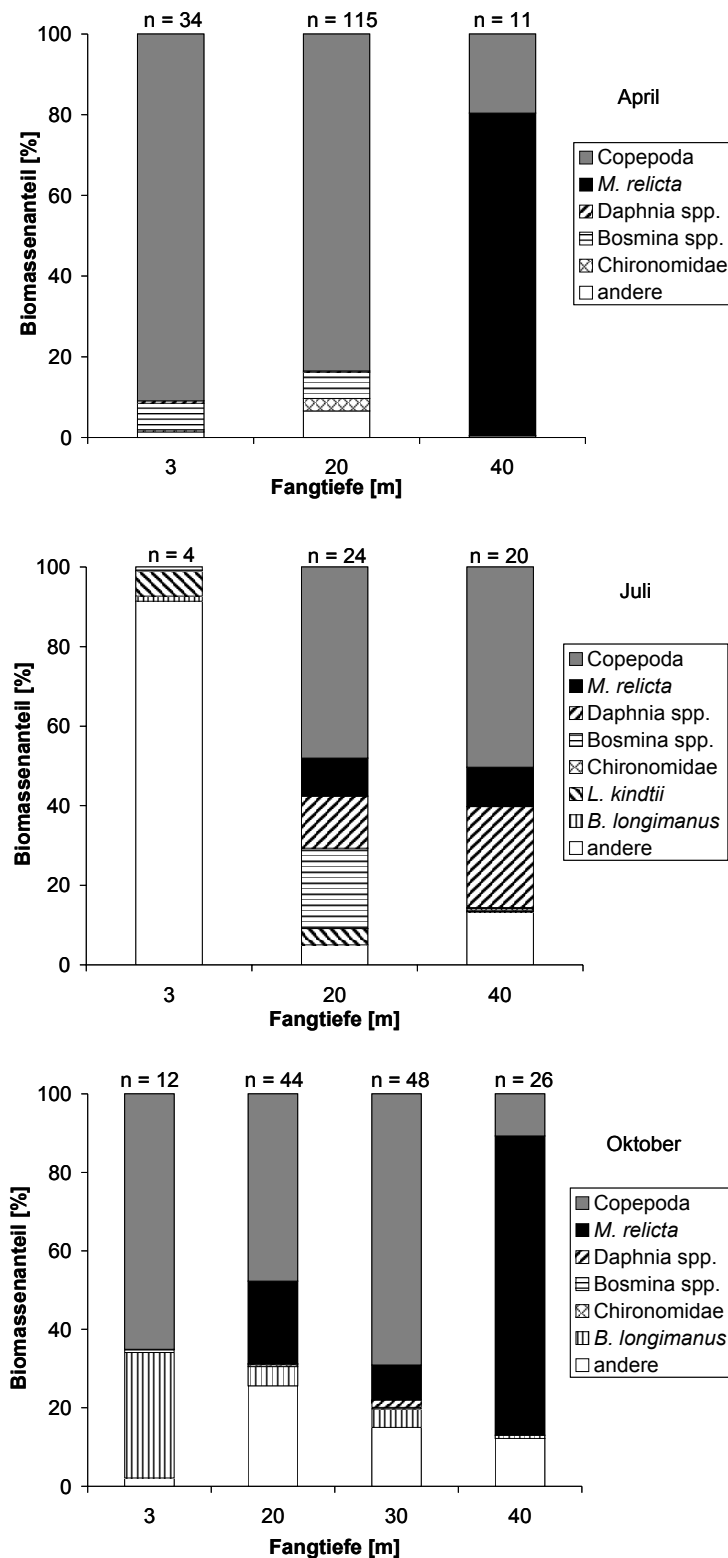


Abbildung 3.23 Durchschnittliche Biomassenanteile der Nahrungsbestandteile von *Coregonus albula* aus verschiedenen Fangtiefen im Breiten Luzin im April, Juli und Oktober 2002 (n = Anzahl der untersuchten Mägen).

Im Oktober wies der Anteil an Copepoda, *Bosmina* spp., *B. longimanus* und *M. relicta* in den Mägen von *C. albula* eine Abhängigkeit von den vier Fangtiefen der Fische auf (Kruskal-Wallis-Test,  $p < 0,01$ ). So war der Anteil von Copepoda in den Fischmägen zwischen den Tiefenstufen 3 und 40 m, 20 und 30 m, 20 und 40 m sowie 30 und 40 m hochsignifikant unterschiedlich (U-Test,  $p < 0,001$ ). Dabei wurde der geringste Anteil an Copepoda in den Mägen aus der größten Fangtiefe nachgewiesen. Bezüglich der Aufnahme von *Bosmina* spp. durch *C. albula* unterschieden sich die Tiefenhorizonte 3 und 20 m sowie 20 und 30 m (U-Test,  $p < 0,05$ ). *B. longimanus* war in Mägen von *C. albula* aus 3 m Fangtiefe häufiger vertreten, als in den Proben aus den übrigen Wassertiefen (U-Test,  $p < 0,001$ ). Der Anteil der Art in der Nahrung der Fische nahm mit zunehmender Fangtiefe ab. Ein gegenteiliges Bild zeichnete sich bei der Aufnahme von *M. relicta* ab. Deren Anteil in der Ernährung von *C. albula* erhöhte sich mit zunehmender Fangtiefe. In der Tiefe von 40 m stellte *M. relicta* somit eine Hauptkomponente in der Nahrung von *C. albula* dar, während sie in keinem Magen aus den Fängen bei 3 m Tiefe vorkam. Dies führte zu statistisch signifikanten Unterschieden bei der Nutzung von *M. relicta* durch *C. albula* zwischen den Fanghorizonten 3 und 20 m, 3 und 40 m sowie 20 und 30 m, 20 und 40 m aber auch zwischen 30 und 40 m (U-Test,  $p < 0,05$ ).

### 3.2.2 *In vitro* Filtrations- und Ingestionsraten von *Mysis relicta*

#### 3.2.2.1 *Scenedesmus obliquus*

Bei der Fütterung von *M. relicta* mit *S. obliquus* wurde eine Abhängigkeit der Ingestionsraten von der Algenkonzentration deutlich (Abb. 3.24). Die Ingestionsraten stiegen bis zu einer Algendichte von  $4,8 \cdot 10^7$  Zellen  $l^{-1}$  an. Dieser Anstieg war bei niedrigsten Dichten schwach, wurde im Bereich von  $2-3 \cdot 10^7$  Zellen  $l^{-1}$  aber stärker. Bei der Futterkonzentration von  $4,8 \cdot 10^7$  Zellen  $l^{-1}$  ( $1584 \mu g C l^{-1}$ ) stellte sich eine Sättigung ein, bei der die Ingestionsrate im Mittel nicht weiter anstieg. Dabei wurde ein mittleres Maximum von  $30 \cdot 10^4$  Zellen Ind. $^{-1} h^{-1}$  ( $10 \mu g C Ind.^{-1} h^{-1}$ ) erreicht. Zur Beschreibung des funktionellen Zusammenhangs zwischen der Dichte der Algen und den Ingestionsraten wurden verschiedene Regressionsfunktionen getestet. Auf der Grundlage des Bestimmtheitsmaßes erklärte ein sigmoides Modell mit  $r^2 = 0,4$  den Zusammenhang beider Parameter am besten. Die mittleren Ingestionsraten von *M. relicta* bei Algenkonzentrationen zwischen  $1-7 \cdot 10^7$  Zellen  $l^{-1}$  ( $330-2371 \mu g C l^{-1}$ ) lagen bei  $4-30 \cdot 10^4$  Zellen Ind. $^{-1} h^{-1}$  ( $1-10 \mu g C Ind.^{-1} h^{-1}$ ).

Bezüglich der Filtrationsraten wurde keine Abhängigkeit von der Dichte der Futteralge *S. obliquus* ermittelt (Abb. 3.25). Dies wurde auch beim Fitten des Kurvenverlaufs bestätigt, bei dem die beste Übereinstimmung mit nur  $r^2 = 0,01$  durch ein sigmoiden Modells erklärt wurde.

## ERGEBNISSE

Die mittleren Filtrationsraten bei Algenkonzentrationen von  $1\text{--}7 \cdot 10^7$  Zellen  $\text{l}^{-1}$  ( $330\text{--}2371 \mu\text{g C l}^{-1}$ ) lagen im Bereich von  $0,6\text{--}2,4 \text{ ml Ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$ .

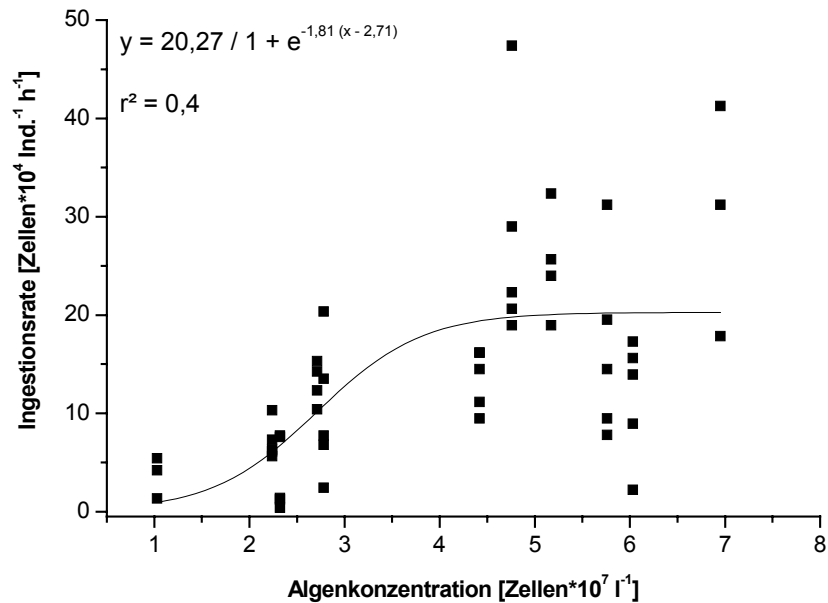


Abbildung 3.24 Ingestionsraten von *Mysis relicta* in Abhängigkeit von der Zellkonzentration der Futteralge *Scenedesmus obliquus*.

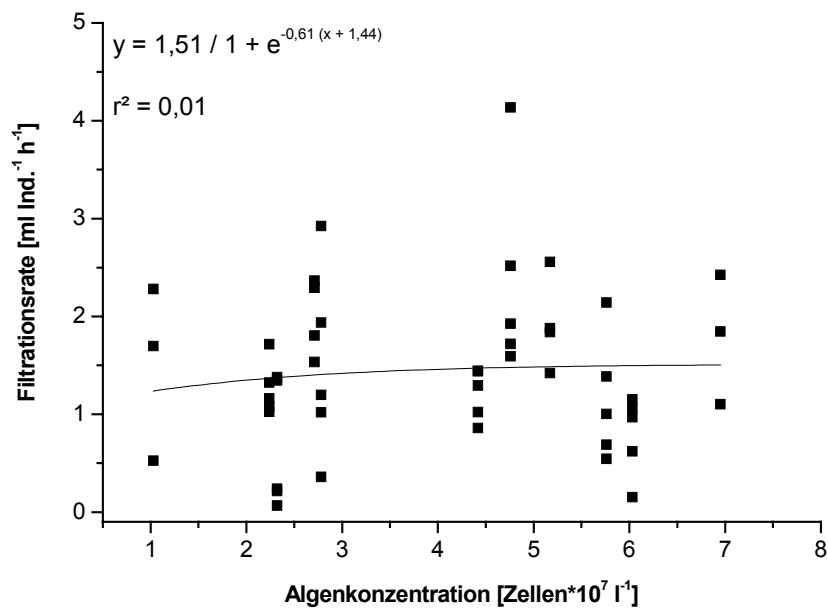


Abbildung 3.25 Filtrationsraten von *Mysis relicta* in Abhängigkeit von der Zellkonzentration der Futteralge *Scenedesmus obliquus*.

### 3.2.2.2 *Cyclotella meneghiniana*

Bei der Fütterung von *M. relict*a mit *C. meneghiniana* wurde ebenfalls eine Abhängigkeit der Ingestionsrate von der Zelldichte beobachtet (Abb. 3.26). Auch in diesem Fall beschrieb ein sigmoides Modell die funktionellen Zusammenhänge beider Parameter am besten ( $r^2 = 0,6$ ). Die mittlere maximale Ingestionsrate von  $64 \cdot 10^4$  Zellen Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> ( $49 \mu\text{g C Ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) lag bei einer Futterkonzentration von  $15 \cdot 10^7$  Zellen l<sup>-1</sup> ( $11550 \mu\text{g C l}^{-1}$ ). Bis zur Erreichung der Sättigungskonzentration stiegen die Ingestionsraten an. Dieser Anstieg war bei niedrigen Algenkonzentrationen zunächst schwach, verstärkte sich aber ab einer Konzentration von  $5 \cdot 10^7$  l<sup>-1</sup>. Die mittleren Ingestionsraten bei Zelldichten von  $2\text{--}21 \cdot 10^7$  l<sup>-1</sup> ( $1540\text{--}16170 \mu\text{g C l}^{-1}$ ) lagen bei  $6\text{--}64 \cdot 10^4$  Zellen Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> (entspricht  $5\text{--}49 \mu\text{g C Ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ).

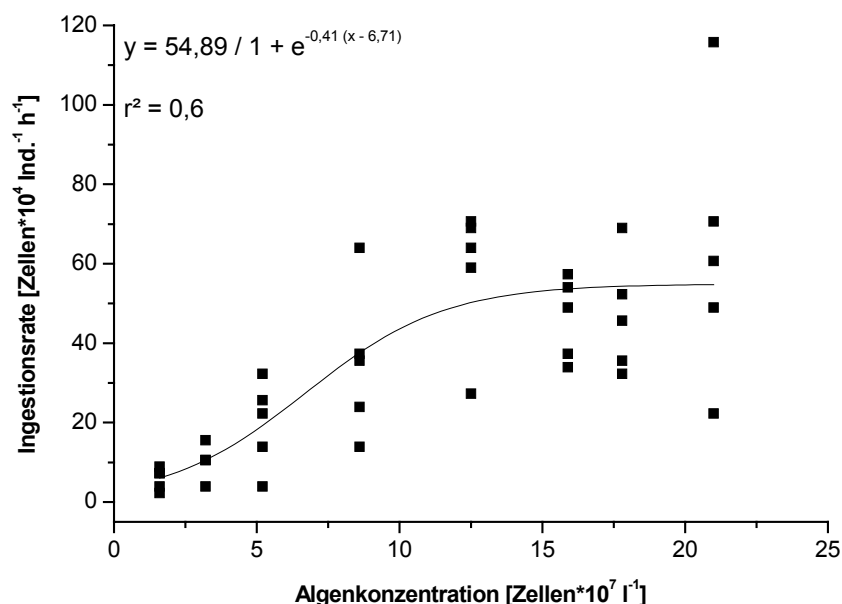


Abbildung 3.26 Ingestionsraten von *Mysis relict*a in Abhängigkeit von der Zellkonzentration der Futteralge *Cyclotella meneghiniana*.

Im Gegensatz zur Filtration von *S. obliquus* durch *M. relict*a konnte ein Zusammenhang zwischen der Konzentration von *C. meneghiniana* und der Filtrationsrate von *M. relict*a bestimmt werden (Abb. 3.27). Die Filtrationsrate nahm mit zunehmender Zelldichte ab. Diese Abnahme zeigte sich verstärkt mit Erreichen der Sättigungskonzentration ( $15 \cdot 10^7$  Zellen l<sup>-1</sup>). Ein sigmoides Modell erklärte die Variation der erhobenen Daten am besten, obwohl der Zusammenhang mit  $r^2 = 0,1$  sehr gering war. Die Filtrationsraten bei der angebotenen Futterkonzentration von  $2\text{--}21 \cdot 10^7$  Zellen l<sup>-1</sup> ( $1540\text{--}16170 \mu\text{g C l}^{-1}$ ) betrugen im Mittel  $1,8\text{--}1,2 \text{ ml Ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$ .

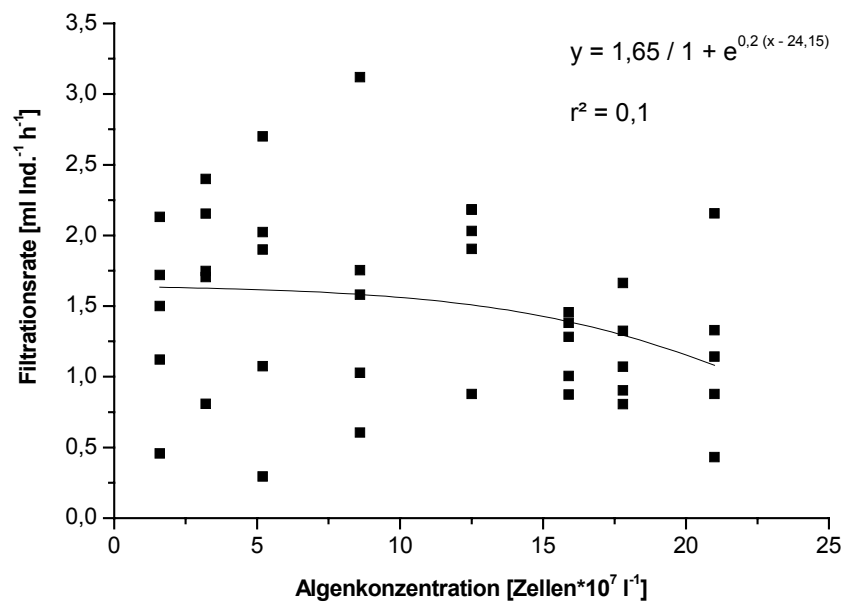


Abbildung 3.27 Filtrationsraten von *Mysis relicta* in Abhängigkeit von der Zellkonzentration der Futteralge *Cyclotella meneghiniana*.

### 3.2.2.3 *Scenedesmus obliquus* und *Cyclotella meneghiniana* im Vergleich

Die Sättigungskonzentration, bei der die maximale Ingestionsrate von *M. relicta* erreicht wurde, lag im Fall von *C. meneghiniana* deutlich höher als bei *S. obliquus* ( $15 \cdot 10^7$  Zellen  $l^{-1}$  bzw.  $11550 \mu g C l^{-1}$  gegenüber  $4,8 \cdot 10^7$  Zellen  $l^{-1}$  bzw.  $1584 \mu g C l^{-1}$ ). Auch die maximale Ingestionsrate von *M. relicta* war bei der Aufnahme von *C. meneghiniana* höher als bei *S. obliquus* ( $64 \cdot 10^4$  Zellen  $Ind.^{-1} h^{-1}$  bzw.  $49 \mu g C Ind.^{-1} h^{-1}$  im Vergleich zu  $30 \cdot 10^4$  Zellen  $Ind.^{-1} h^{-1}$  bzw.  $10 \mu g C Ind.^{-1} h^{-1}$ ). Im Mittel nahm *M. relicta*  $15 \cdot 10^4$  Zellen  $Ind.^{-1} h^{-1}$  (entspricht  $5 \mu g C Ind.^{-1} h^{-1}$ ) bei der Fütterung mit *S. obliquus* auf, während die Ingestion von *C. meneghiniana* bei  $36 \cdot 10^4$  Zellen  $Ind.^{-1} h^{-1}$  (entspricht  $28 \mu g C Ind.^{-1} h^{-1}$ ) lag. Somit wurden signifikant mehr Zellen von *C. meneghiniana* pro Zeiteinheit konsumiert als von *S. obliquus* (T-Test,  $p < 0,001$ ). Folglich war auch die Kohlenstoffaufnahme signifikant unterschiedlich (T-Test,  $p < 0,01$ ).

Für die Filtrationsraten beider Algenarten durch *M. relicta* konnten keine Differenzen ermittelt werden (T-Test,  $p > 0,05$ ). Die durchschnittliche Aufnahme beider Phytoplankter betrug jeweils  $1,5 ml Ind.^{-1} h^{-1}$ .



### 3.2.2.4 *Daphnia magna*

Die Versuche zur Prädation von *D. magna* durch *M. relicta* zeigten eine Abhängigkeit zwischen der Prädationsrate und der entsprechenden Beutedichte (Abb. 3.28). Der Zusammenhang ließ sich am besten mit einem sigmoiden Modell beschreiben ( $r^2 = 0,5$ ). Die Prädationsraten stiegen bis zum Erreichen der Sättigung bei einer Beutekonzentration von 70 Ind. l<sup>-1</sup> (686 µg C l<sup>-1</sup>) an. Bei dieser war eine mittlere maximale Ingestionsrate von 2,5 Tieren Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> erreicht (entspricht 25 µg C Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>). Wurde die Konzentration von *D. magna* weiter erhöht (100 Ind. l<sup>-1</sup>), verringerte sich die Prädationsrate wieder. Bei den angebotenen Futterkonzentrationen von 30–100 Ind. l<sup>-1</sup> (294–980 µg C l<sup>-1</sup>) lagen die mittleren Prädationsraten bei 1,2–2,5 Organismen Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> (entspricht 12–25 µg C Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>).

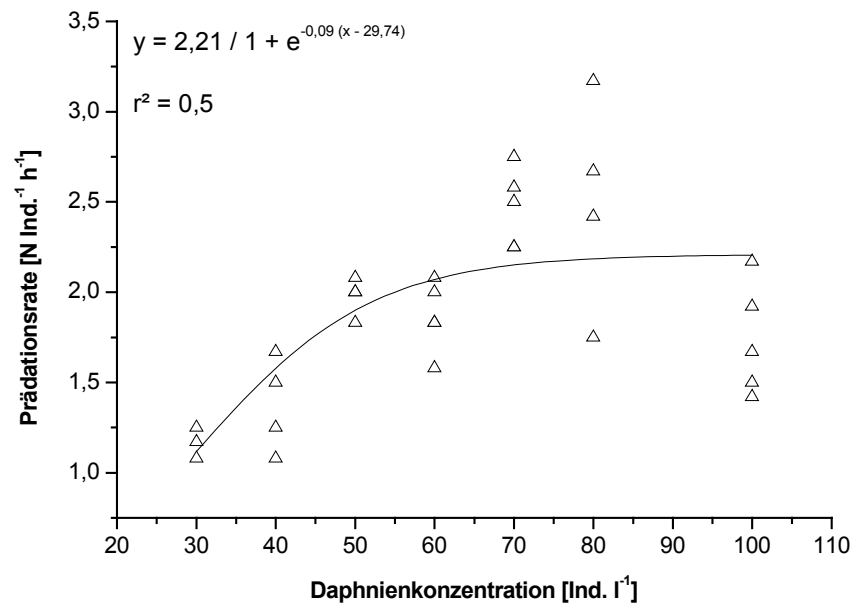


Abbildung 3.28 Prädationsraten von *Mysis relicta* in Abhängigkeit von der Konzentration der Beuteorganismen *Daphnia magna*.

Die Filtrationsraten bei der Aufnahme von *D. magna* durch *M. relicta* zeigten ebenfalls eine Abhängigkeit von der Beutekonzentration. Bis zur Sättigungskonzentration von 70 Ind. l<sup>-1</sup> betrugen die Filtrationsraten im Mittel 100–120 ml Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>, nahmen dann aber stark ab (Abb. 3.29). Auch hier konnte die Variation der Werte am besten durch ein sigmoides Modell erklärt werden ( $r^2 = 0,4$ ). Die Mittelwerte der Filtrationsraten bei den angebotenen Futterdichten von 30–100 Ind. l<sup>-1</sup> (294–980 µg C l<sup>-1</sup>) betrugen 122–23 ml Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>.

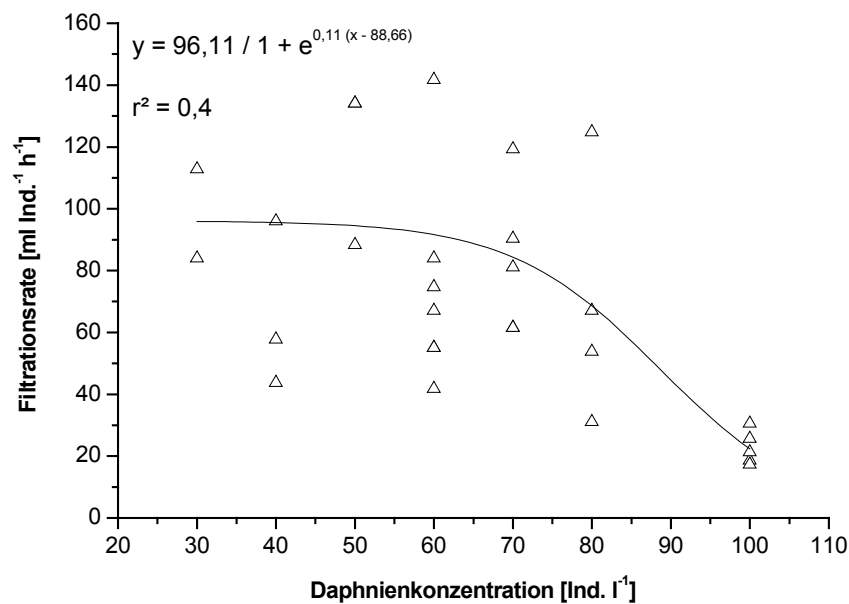


Abbildung 3.29 Filtrationsraten von *Mysis relicta* in Abhängigkeit von der Konzentration der Beuteorganismen *Daphnia magna*.

### 3.2.2.5 *Artemia salina*

Die Prädationsraten bei der Aufnahme von *A. salina* durch *M. relicta* stiegen mit zunehmender Beutedichte bis zum Erreichen der Sättigungskonzentration von 1500 Ind. l<sup>-1</sup> (3750 µg C l<sup>-1</sup>). Das Maximum der Prädationsrate betrug 41 Organismen Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> (103 µg C Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) (Abb. 3.30). Für den Zusammenhang zwischen Beutekonzentration und Prädationsraten erwies sich ein sigmoides Modell am geeignetsten ( $r^2 = 0,6$ ). *M. relicta* nahm bei Beutekonzentrationen von 120–2000 Ind. l<sup>-1</sup> (300–5000 µg C l<sup>-1</sup>) im Mittel 5–41 Organismen Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> auf (entspricht 13–103 µg C Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>).

Für die Filtrationsraten konnte eine Abhängigkeit von der Beutekonzentration festgestellt werden (Abb. 3.31). So nahmen die Filtrationsraten mit steigender Beutekonzentration exponentiell ab ( $r^2 = 0,8$ ). Im Bereich der Beutedichten von 120–2000 Ind. l<sup>-1</sup> (300–5000 µg C l<sup>-1</sup>) betrugen die mittleren Filtrationsraten 199–29 ml Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>.

## ERGEBNISSE

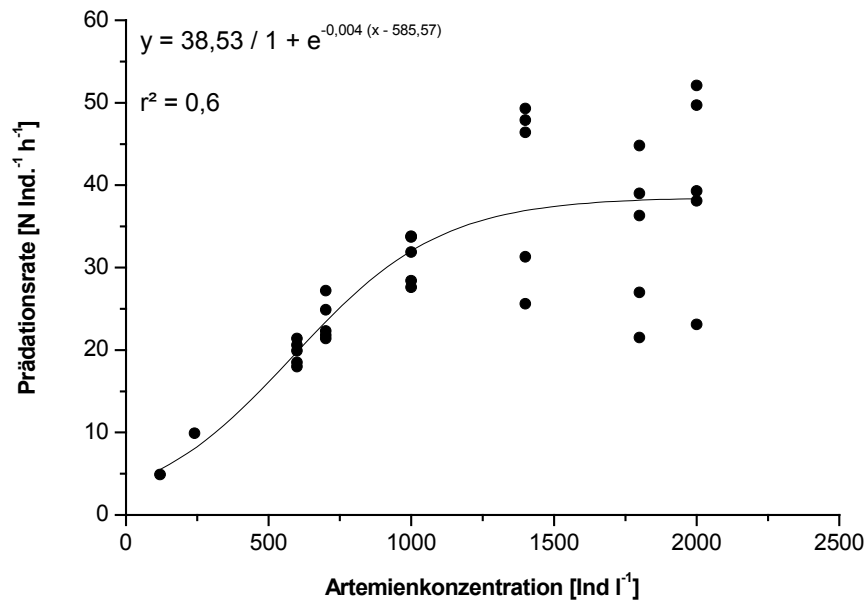


Abbildung 3.30 Prädationsraten von *Mysis relicta* in Abhängigkeit von der Konzentration der Beuteorganismen *Artemia salina*.

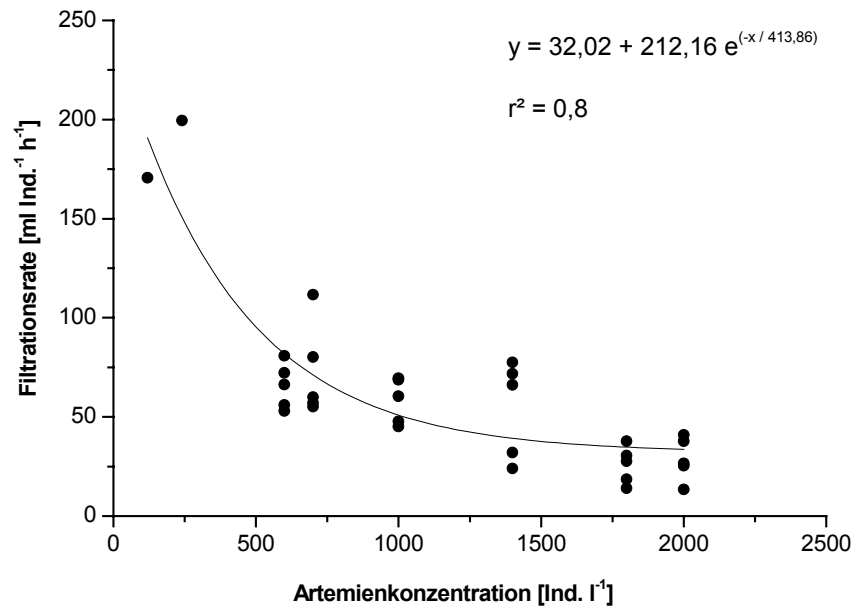


Abbildung 3.31 Filtrationsraten von *Mysis relicta* in Abhängigkeit von der Konzentration der Beuteorganismen *Artemia salina*.

### 3.2.2.6 *Daphnia magna* und *Artemia salina*

Bei gleichzeitigem Angebot einer konstanten Konzentration von *D. magna* (60 Ind. l<sup>-1</sup> bzw. 588 µg C l<sup>-1</sup>) und einer variierenden Konzentration von *A. salina* ergaben sich ebenfalls Abhängigkeiten der jeweiligen Prädationsraten von *M. relict*a zur entsprechenden Beutedichte (Abb. 3.32). So stieg mit zunehmender Dichte von *A. salina* die Prädationsrate für diese Art linear an ( $r^2 = 0,96$ ,  $F = 378,8$ ,  $p > 0,001$ ), während die Prädationsrate für *D. magna* exponentiell abnahm ( $r^2 = 0,84$ ). Bei Beutekonzentrationen von 0-600 *A. salina* l<sup>-1</sup> (0-1500 µg C l<sup>-1</sup>) nahm *M. relict*a im Mittel 0-23 *A. salina* Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> (entspricht 0-58 µg C Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) auf. Gleichzeitig reduzierte sich die Konsumtion von *D. magna* durch *M. relict*a von 2 auf 0,2 *D. magna* Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> (20-2 µg C Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>).

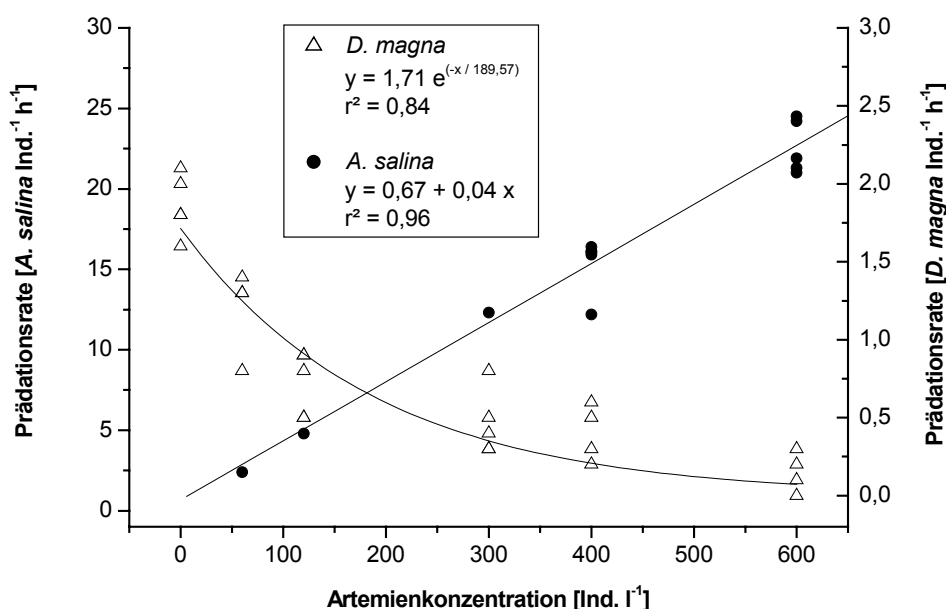


Abbildung 3.32 Prädationsraten von *Mysis relict*a bei einem gleichzeitigen Angebot einer konstanten Konzentration an *Daphnia magna* (60 Ind. l<sup>-1</sup>) und einer variierenden Dichte an *Artemia salina*.

Mit zunehmender Dichte an *A. salina* nahmen die Filtrationsraten von *M. relict*a für beide Beuteorganismen ab (Abb. 3.33). Dies konnte in beiden Fällen am besten mit einem exponentiellen Modell beschrieben werden. Für *A. salina* war die Streuung der einzelnen Werte allerdings groß, so dass nur ein sehr geringer Zusammenhang beider Parameter festzustellen war ( $r^2 = 0,2$ ). Für *D. magna* wurde dagegen eine stärkere Korrelation bestimmt ( $r^2 = 0,7$ ). Die Filtrationsraten für *A. salina* lagen bei Beutekonzentrationen von 0-600 *A. salina* l<sup>-1</sup> (0-1500 µg C l<sup>-1</sup>) zwischen 142 und 110 ml Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>, während für *D. magna* die Filtrationsraten von 90 auf 3 ml Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> zurückgingen.

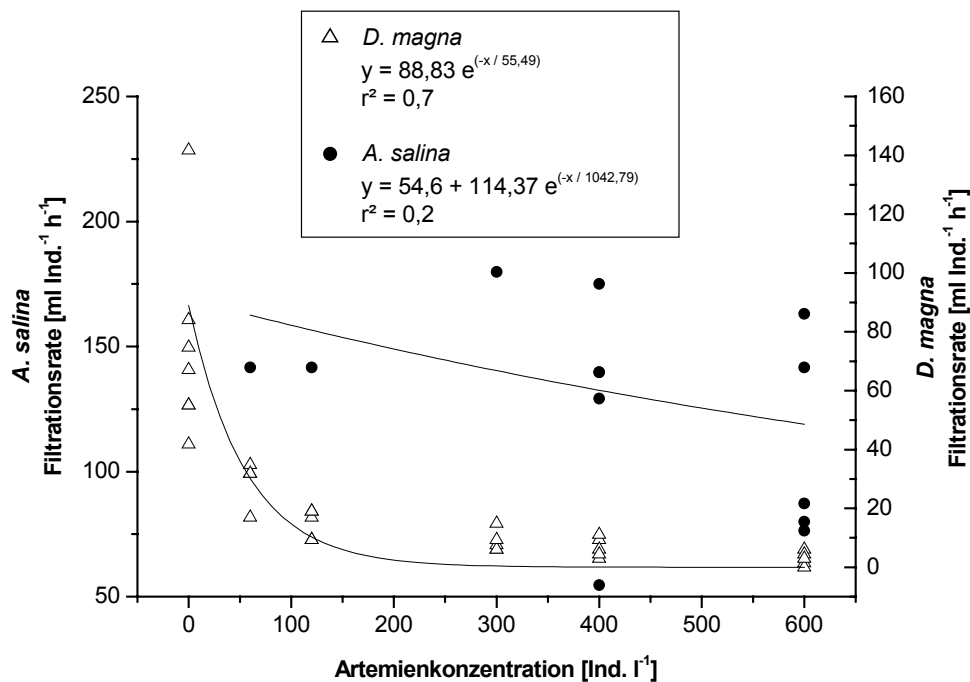


Abbildung 3.33 Filtrationsraten von *Mysis relicta* bei einem gleichzeitigen Angebot einer konstanten Konzentration an *Daphnia magna* (60 Ind. l<sup>-1</sup>) und einer variierenden Dichte an *Artemia salina*.

Wurde die konstante Konzentration an *D. magna* auf 80 Ind. l<sup>-1</sup> (entspricht 784 µg C l<sup>-1</sup>) erhöht, bei einem gleichzeitigen Angebot einer variierenden Dichte an *A. salina* von 0-800 Ind. l<sup>-1</sup> (0–2000 µg C l<sup>-1</sup>), stiegen die Prädationsraten von *M. relicta* für *A. salina* mit zunehmender Individuendichte exponentiell an ( $r^2 = 0,7$ ) (Abb. 3.34). Demgegenüber nahmen die Prädationsraten von *M. relicta* für *D. magna* mit steigendem Angebot an *A. salina* exponentiell ab ( $r^2 = 0,8$ ). *D. magna* betreffend nahm *M. relicta* im Mittel 3-0,2 Organismen Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> (29–2 µg C Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) auf, bei *A. salina* lag die Konsumtion zwischen 0 und 22 Tieren Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> (0–55 µg C Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>).

Bei den Filtrationsraten kam es bei Berücksichtigung beider Arten zu einer exponentiellen Abnahme mit steigenden Beutekonzentrationen von 0-800 Artemien l<sup>-1</sup> (0–2000 µg C l<sup>-1</sup>) (Abb. 3.35). Der Zusammenhang bei Betrachtung von *A. salina* war nur schwach ( $r^2 = 0,2$ ), bei *D. magna* hingegen deutlich stärker ( $r^2 = 0,8$ ). Die mittleren Filtrationsraten lagen für *A. salina* zwischen 171 und 45 ml Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>, für *D. magna* zwischen 69 und 3 ml Ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>.

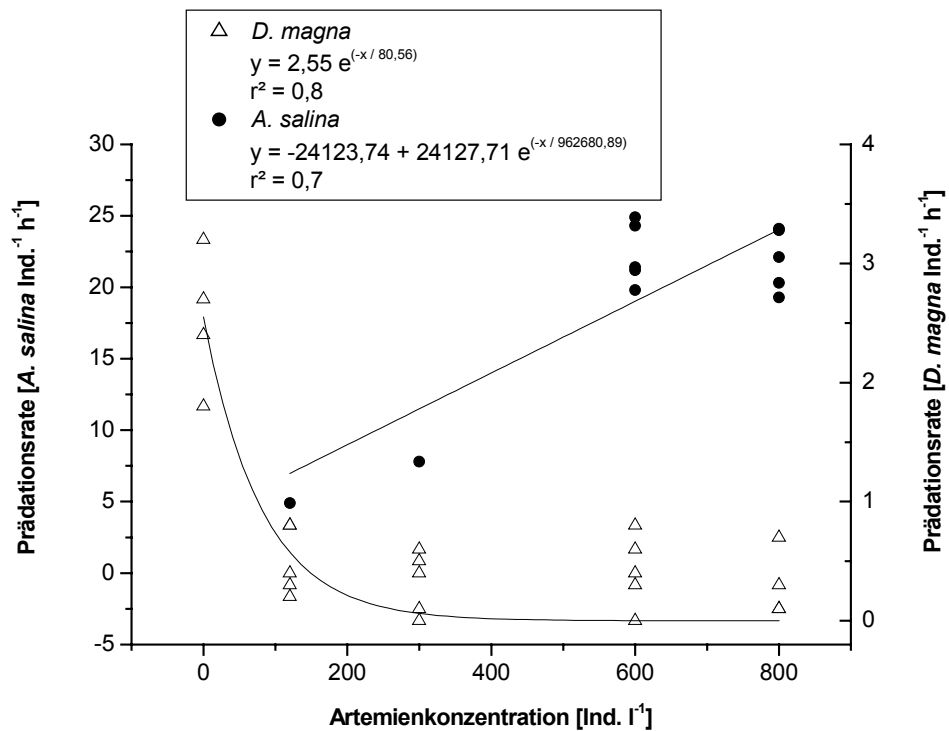


Abbildung 3.34 Prädationsraten von *Mysis relicta* bei einem gleichzeitigen Angebot einer konstanten Konzentration an *Daphnia magna* (80 Ind. l<sup>-1</sup>) und einer variierenden Dichte an *Artemia salina*.

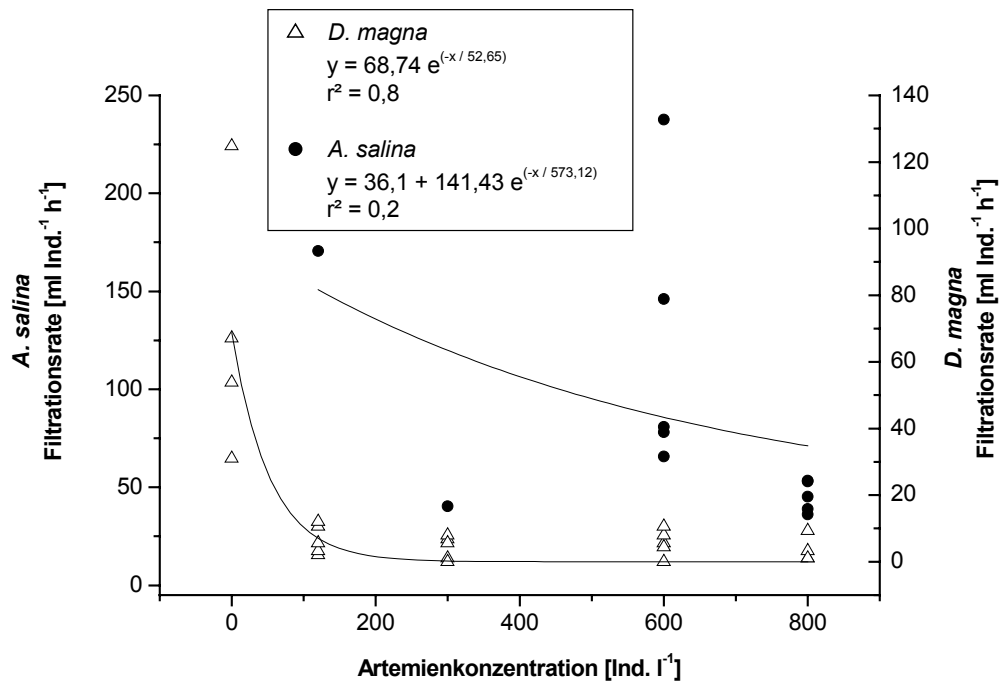


Abbildung 3.35 Filtrationsraten von *Mysis relicta* bei einem gleichzeitigen Angebot einer konstanten Konzentration an *Daphnia magna* (80 Ind. l<sup>-1</sup>) und einer variierenden Dichte an *Artemia salina*.

### 3.2.3 Fettsäuren

Die untersuchten Organismen der verschiedenen trophischen Ebenen des Breiten Luzins (*C. albula*, *M. relict*a, Zooplankton, Phytoplankton/Seston) wiesen ein ähnliches Fettsäuremuster auf (Abb. 3.36, Tab. 3.5-3.8). Die größten Anteile an der Gesamtfettsäuremenge (> 10 % in mindestens einer Probe) hatten dabei jeweils Palmitinsäure (16:0), Ölsäure (18:1 n-9), Linolensäure (18:3 n-3), Eicosapentaensäure (20:5 n-3) und Docosahexaensäure (22:6 n-3) (Abb. 3.36). In allen Proben lag der Anteil der Summe aller n-3 Fettsäuren (19,1–49,5 %) deutlich über dem der n-6 Fettsäuren (7,0–14,5 %). Trotz ähnlicher prozentualer Anteile waren die Hauptfettsäuren jedoch sowohl bezüglich der Organismen der einzelnen trophischen Niveaus als auch bezüglich der drei Untersuchungsmonate signifikant unterschiedlich (Zweifaktorielle ANOVA, Tab. 3.4).

Tabelle 3.4 Schema der zweifaktoriellen ANOVA (F-Wert, Freiheitsgrad df und Signifikanzniveau p) zur Ermittlung unterschiedlicher Anteile der häufigsten Fettsäuren sowohl zwischen den vier trophischen Ebenen als auch zwischen den drei Untersuchungsmonaten sowie zur Untersuchung der Interaktionen zwischen beiden Faktoren. Die Analyse ist auf der Stufe von 0,01 signifikant.

Fettsäure	Faktor	F	df	p
18:1 n-9	Trophische Ebene	139,7	3	0,000
	Monat	41,1	2	0,000
	Interaktionen	3,2	5	0,01
18:3 n-3	Trophische Ebene	182,9	3	0,000
	Monat	56,8	2	0,000
	Interaktionen	9,4	5	0,000
20:5 n-3	Trophische Ebene	29,4	3	0,00
	Monat	3,4	2	0,04
	Interaktionen	1,3	5	0,3
16:0	Trophische Ebene	48,7	3	0,000
	Monat	10,3	2	0,000
	Interaktionen	5,4	5	0,000
22:6 n-3	Trophische Ebene	184,5	3	0,000
	Monat	16,2	2	0,000
	Interaktionen	10,4	5	0,000
Summe n-3	Trophische Ebene	103,1	3	0,000
	Monat	4,0	2	0,02
	Interaktionen	7,0	5	0,000
Summe n-6	Trophische Ebene	4,3	3	0,007
	Monat	10,8	2	0,000
	Interaktionen	2,2	5	0,06

## ERGEBNISSE

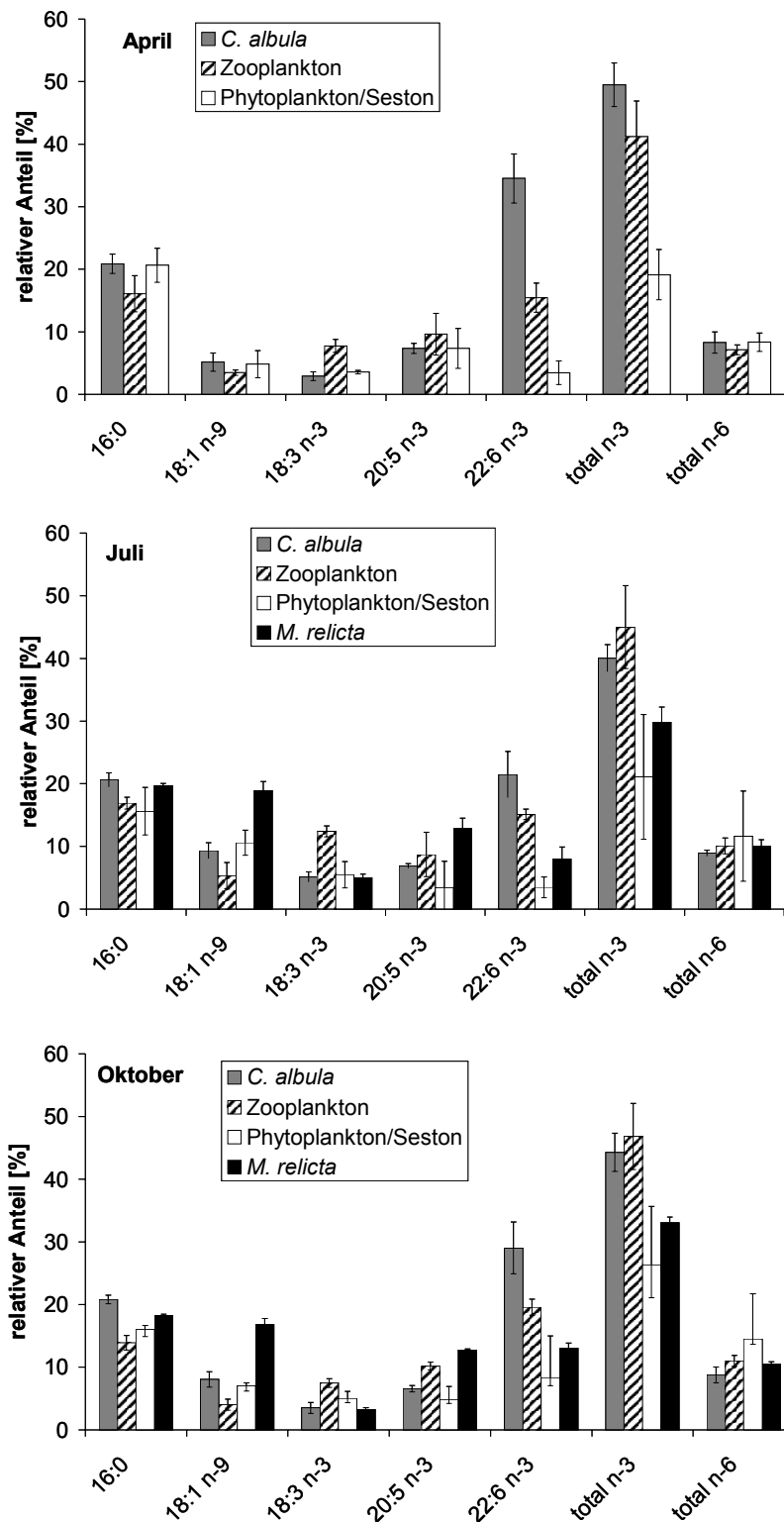


Abbildung 3.36 Relative Anteile (%) der dominanten Fettsäuren an der Summe aller detektierter Fettsäuren im Gesamtlipidgehalt von *Coregonus albula*, *M. relicta*, Zooplankton und Phytoplankton/Seston aus dem Breiten Luzin im April, Juli und Oktober 2002.

Die spezifischen Fettsäuregehalte ( $\mu\text{g g}^{-1}$  FG) von *C. albula*, *M. relicta* und dem Zooplankton nahmen über die Untersuchungsperiode hin zu und wiesen so im Oktober die höchsten Werte auf (Tab. 3.5-3.7). Dieser Anstieg war bei *C. albula* und *M. relicta* gleichmäßig. Bei *C. albula*



war die Summe der spezifischen Gehalte aller Fettsäuren zwischen den drei Monaten signifikant unterschiedlich (Einfaktorielle ANOVA,  $F = 8,5$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0,01$ ). Dies kam durch die im Oktober signifikant höheren spezifischen Fettsäuregehalte verglichen mit denen im April und Juli zustande (Scheffé Post Hoc Test,  $p < 0,01$ ). Bei *M. relictata* waren die Unterschiede der Summen der spezifischen Fettsäuregehalte zwischen den einzelnen Monaten nicht signifikant (Student T-Test,  $p > 0,05$ ). Der spezifische Fettsäuregehalt des Zooplanktons ging von April bis Juli zunächst zurück, stieg aber im Oktober erneut an. Die Unterschiede der Fettsäuregehalte in den drei Monaten waren dabei signifikant (Einfaktorielle ANOVA,  $F = 7,7$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0,05$ ). Verursacht wurde dies allerdings nur durch die verschiedenen Fettsäuregehalte zwischen Juli und Oktober (Scheffé Post Hoc Test,  $p < 0,05$ ), während die anderen Vergleiche keine signifikanten Differenzen ergaben ( $p > 0,05$ ). Der höchste spezifische Fettsäuregehalt ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) beim Phytoplankton/Seston wurde im April bestimmt (Tab. 3.8). Auch hier traten signifikante Differenzen zwischen den einzelnen Monaten auf (Einfaktorielle ANOVA,  $p < 0,05$ ). Dies wurde jedoch nur durch den Unterschied der Fettsäuregehalte zwischen April und Juli hervorgerufen (Scheffé Post Hoc Test,  $p < 0,05$ ). Die anderen Gegenüberstellungen ergaben dagegen keine signifikanten Differenzen ( $p > 0,05$ ). Das Phytoplankton/Seston wies darüber hinaus im April höhere Gehalte der Fettsäuren 22:0 und 22:1 n-11 auf als in den übrigen Monaten. Hinzukommend war der Gehalt dieser beiden Fettsäuren im Phytoplankton/Seston auch höher als in den Organismen der anderen trophischen Ebenen.

Bei Betrachtung der spezifischen Gehalte der Fettsäuren traten unabhängig von den Monaten generelle Unterschiede zwischen *M. relictata* und *C. albula* einerseits sowie zwischen beiden Arten und ihren jeweiligen Nahrungsorganismen andererseits auf (Tab. 3.5–3.8). So war der spezifische Gehalt der Fettsäuren von *M. relictata* generell niedriger als der des Zooplanktons. Dies war jedoch nur für 61 % der Fettsäuren (Tab. 3.5) statistisch nachweisbar (Mann-Whitney U-Test,  $p < 0,05$ ). Dagegen war der Fettsäuregehalt bei *M. relictata* höher als der im Phytoplankton/Seston. Dies konnte für 78 % der detektierten Fettsäuren (Tab. 3.5) statistisch belegt werden (Mann-Whitney U-Test,  $p < 0,05$ ).

Verglichen mit *M. relictata* wiesen die Fettsäuregehalte von *C. albula* überwiegend höhere Werte auf. Die Unterschiede waren bis auf eine Ausnahme (18:0; Tab. 3.6) allerdings statistisch nicht signifikant (Mann-Whitney U-Test,  $p > 0,05$ ). Die Fettsäuregehalte von *C. albula* waren aber bis auf wenige Ausnahmen niedriger als in der Hauptnahrung der Art, dem Zooplankton. Dies ließ sich bis auf sechs Fettsäuren (18:0, 18:1 n-9, 20:4 n-6, 22:3 n-6, 22:5 n-3, 22:6 n-3; Tab. 3.6) auch statistisch nachweisen (Mann Whitney U-Test,  $p < 0,05$ ).

ERGEBNISSE

Tabelle 3.5 Fettsäuremuster von *M. relicta* aus dem Breiten Luzin im Juli und Oktober 2002, dargestellt als Anteil am Frischgewicht (FG) sowie als Prozentanteil an der Summe aller detektierter Fettsäuren (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung); n = Anzahl der Proben; \* = signifikant niedrigerer spezifischer Gehalt als im Zooplankton (Mann-Whitney U-Test,  $p < 0,05$ ); # = signifikant höherer spezifischer Gehalt als im Phytoplankton (Mann-Whitney U-Test,  $p < 0,05$ ).

Fettsäuren	Juli		Oktober	
	$\mu\text{g g}^{-1}$ FG	Anteil [%]	$\mu\text{g g}^{-1}$ FG	Anteil [%]
n	3	3	3	3
14:0 * #	38,1 $\pm$ 45,3	4,7 $\pm$ 0,6	69,5 $\pm$ 14,7	4,0 $\pm$ 0,3
14:1 n-7 *	0,6 $\pm$ 0,7	0,1 $\pm$ 0,0	1,2 $\pm$ 0,3	0,1 $\pm$ 0,0
14:1 n-5 * #	4,8 $\pm$ 5,9	0,6 $\pm$ 0,1	9,5 $\pm$ 1,8	0,6 $\pm$ 0,0
15:0 * #	3,3 $\pm$ 3,8	0,5 $\pm$ 0,0	7,6 $\pm$ 1,3	0,4 $\pm$ 0,0
15:1 *	2,0 $\pm$ 2,3	0,3 $\pm$ 0,0	4,8 $\pm$ 0,8	0,3 $\pm$ 0,0
16:0 #	145,1 $\pm$ 167,6	19,7 $\pm$ 0,4	311,4 $\pm$ 38,9	18,2 $\pm$ 0,2
16:1 n-9 *	1,6 $\pm$ 1,8	0,2 $\pm$ 0,0	3,3 $\pm$ 0,5	0,2 $\pm$ 0,0
16:1 n-7 #	41,3 $\pm$ 47,9	5,2 $\pm$ 0,9	101,7 $\pm$ 21,9	5,9 $\pm$ 0,5
16:1 n-5 #	4,4 $\pm$ 5,3	0,6 $\pm$ 0,1	11,2 $\pm$ 1,9	0,7 $\pm$ 0,0
16:2 n-4 * #	3,7 $\pm$ 4,2	0,5 $\pm$ 0,0	9,2 $\pm$ 1,3	0,5 $\pm$ 0,0
16:3 n-4 * #	3,7 $\pm$ 3,9	0,6 $\pm$ 0,1	8,1 $\pm$ 0,7	0,5 $\pm$ 0,0
17:0 #	3,6 $\pm$ 4,0	0,5 $\pm$ 0,1	9,9 $\pm$ 2,1	0,6 $\pm$ 0,0
17:1 #	6,2 $\pm$ 6,8	0,8 $\pm$ 0,1	18,4 $\pm$ 4,3	1,1 $\pm$ 0,1
18:0 *	8,9 $\pm$ 8,8	1,4 $\pm$ 0,4	16,3 $\pm$ 1,7	1,0 $\pm$ 0,0
18:1 n-9 #	143,0 $\pm$ 164,0	18,9 $\pm$ 1,4	288,5 $\pm$ 54,6	16,8 $\pm$ 1,0
18:1 n-7 #	23,3 $\pm$ 26,8	3,1 $\pm$ 0,2	53,7 $\pm$ 6,2	3,2 $\pm$ 0,1
18:2 n-6 * #	25,5 $\pm$ 29,6	3,4 $\pm$ 0,3	51,4 $\pm$ 8,4	3,0 $\pm$ 0,2
18:3 n-6 #	3,5 $\pm$ 4,1	0,5 $\pm$ 0,0	5,5 $\pm$ 1,0	0,3 $\pm$ 0,0
18:3 n-3 * #	40,1 $\pm$ 47,7	5,0 $\pm$ 0,6	56,2 $\pm$ 11,9	3,3 $\pm$ 0,2
18:4 n-3 * #	21,2 $\pm$ 25,6	2,6 $\pm$ 0,4	35,6 $\pm$ 8,1	2,1 $\pm$ 0,3
19:0 * #	0,8 $\pm$ 1,0	0,1 $\pm$ 0,0	1,6 $\pm$ 1,0	0,1 $\pm$ 0,1
20:0 * #	1,9 $\pm$ 2,3	0,3 $\pm$ 0,1	2,7 $\pm$ 0,5	0,2 $\pm$ 0,0
20:1 n-11 #	8,1 $\pm$ 8,4	1,2 $\pm$ 0,2	22,1 $\pm$ 4,0	1,3 $\pm$ 0,1
20:1 n-9 * #	2,0 $\pm$ 2,1	0,3 $\pm$ 0,1	3,6 $\pm$ 0,7	0,2 $\pm$ 0,0
20:2 n-6 #	3,6 $\pm$ 3,9	0,5 $\pm$ 0,1	12,4 $\pm$ 1,2	0,7 $\pm$ 0,0
20:3 n-6 * #	1,0 $\pm$ 0,9	0,2 $\pm$ 0,0	2,1 $\pm$ 0,4	0,1 $\pm$ 0,0
20:3 n-3 * #	3,1 $\pm$ 3,5	0,4 $\pm$ 0,1	8,3 $\pm$ 1,6	0,5 $\pm$ 0,0
20:4 n-6 #	30,2 $\pm$ 33,5	4,5 $\pm$ 0,8	84,7 $\pm$ 7,4	5,0 $\pm$ 0,3
20:4 n-3 * #	4,3 $\pm$ 4,7	0,6 $\pm$ 0,0	9,7 $\pm$ 2,5	0,6 $\pm$ 0,1
20:5 n-3 #	83,7 $\pm$ 91,6	12,9 $\pm$ 1,7	217,3 $\pm$ 26,8	12,7 $\pm$ 0,2
21:5 n-3 #	0,5 $\pm$ 0,6	0,1 $\pm$ 0,0	5,3 $\pm$ 4,6	0,3 $\pm$ 0,3
22:0 *	1,2 $\pm$ 1,2	0,2 $\pm$ 0,1	3,0 $\pm$ 0,7	0,2 $\pm$ 0,0
22:1 n-11 #	0,5 $\pm$ 0,5	0,1 $\pm$ 0,0	1,7 $\pm$ 0,9	0,1 $\pm$ 0,1
22:1 n-9 #	1,3 $\pm$ 1,5	0,2 $\pm$ 0,0	5,6 $\pm$ 1,2	0,3 $\pm$ 0,1
22:2 n-6 *	0,9 $\pm$ 1,0	0,1 $\pm$ 0,0	3,4 $\pm$ 1,5	0,2 $\pm$ 0,1
22:3 n-6 #	0,6 $\pm$ 0,6	0,1 $\pm$ 0,1	1,9 $\pm$ 1,0	0,1 $\pm$ 0,0
22:4 n-6 *	4,1 $\pm$ 4,6	0,7 $\pm$ 0,2	14,8 $\pm$ 1,1	0,9 $\pm$ 0,1
22:5 n-6 * #	0,6 $\pm$ 0,5	0,1 $\pm$ 0,0	2,4 $\pm$ 2,6	0,2 $\pm$ 0,2
22:5 n-3 * #	2,5 $\pm$ 2,9	0,4 $\pm$ 0,0	10,5 $\pm$ 4,6	0,6 $\pm$ 0,3
22:6 n-3 * #	48,1 $\pm$ 53,2	8,0 $\pm$ 1,9	221,3 $\pm$ 15,2	13,0 $\pm$ 0,9
23:0 * #	0,4 $\pm$ 0,4	0,2 $\pm$ 0,3	0,5 $\pm$ 0,0	0,0 $\pm$ 0,0
24:0 *	0,1 $\pm$ 0,0	0,0 $\pm$ 0,0	2,8 $\pm$ 3,8	0,2 $\pm$ 0,2
24:1 n-9 *	0,2 $\pm$ 0,1	0,0 $\pm$ 0,0	0,3 $\pm$ 0,1	0,0 $\pm$ 0,0
$\Sigma$ n-3 * #	203,5 $\pm$ 229,6	29,9 $\pm$ 2,4	564,2 $\pm$ 75,3	33,1 $\pm$ 0,9
$\Sigma$ n-6	70,0 $\pm$ 78,6	10,0 $\pm$ 1,0	178,6 $\pm$ 24,7	10,5 $\pm$ 0,4
total #	723,5 $\pm$ 824,3	100 $\pm$ 0,0	1711,0 $\pm$ 235,7	100 $\pm$ 0,0

ERGEBNISSE

Tabelle 3.6 Fettsäuremuster von *Coregonus albula* aus dem Breiten Luzin im April, Juli und Oktober 2002, dargestellt als Anteil am Frischgewicht (FG) sowie als Prozentanteil an der Summe aller detektierter Fettsäuren (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung); n = Anzahl der Proben; \* = signifikant höherer spezifischer Gehalt als in *M. relicta* (Mann-Whitney U-Test,  $p < 0,05$ ); # = signifikant niedrigerer spezifischer Gehalt als im Zooplankton (Mann-Whitney U-Test,  $p < 0,05$ ).

Fettsäuren	April		Juli		Oktober	
	$\mu\text{g g}^{-1}$ FG	Anteil [%]	$\mu\text{g g}^{-1}$ FG	Anteil [%]	$\mu\text{g g}^{-1}$ FG	Anteil [%]
n	9	14	12	12	12	12
14:0 #	13,4 $\pm$ 8,0	2,7 $\pm$ 0,8	60 $\pm$ 28,1	4,8 $\pm$ 0,7	142,1 $\pm$ 134,5	3,2 $\pm$ 0,9
14:1 n-7 #	0,2 $\pm$ 0,1	0,0 $\pm$ 0,0	0,9 $\pm$ 0,5	0,1 $\pm$ 0,0	2,4 $\pm$ 2,1	0,1 $\pm$ 0,0
14:1 n-5 #	1,4 $\pm$ 1,0	0,3 $\pm$ 0,1	5,0 $\pm$ 2,6	0,4 $\pm$ 0,1	13,7 $\pm$ 13,0	0,3 $\pm$ 0,1
15:0 #	2,2 $\pm$ 1,0	0,4 $\pm$ 0,1	4,4 $\pm$ 1,9	0,4 $\pm$ 0,1	15,4 $\pm$ 13,6	0,4 $\pm$ 0,0
15:1 #	12,2 $\pm$ 34,6	0,1 $\pm$ 0,1	1,8 $\pm$ 0,8	0,2 $\pm$ 0,0	6,0 $\pm$ 5,5	0,1 $\pm$ 0,0
16:0 #	92,2 $\pm$ 45,9	20,9 $\pm$ 1,6	247,7 $\pm$ 76,2	20,6 $\pm$ 1,1	904,3 $\pm$ 796,1	20,8 $\pm$ 0,7
16:1 n-9 #	0,8 $\pm$ 0,5	0,2 $\pm$ 0,1	2,1 $\pm$ 1,3	0,2 $\pm$ 0,2	5,8 $\pm$ 4,4	0,2 $\pm$ 0,2
16:1 n-7 #	13,7 $\pm$ 8,9	2,6 $\pm$ 0,8	55,2 $\pm$ 28,0	4,4 $\pm$ 0,9	141,3 $\pm$ 128,7	3,2 $\pm$ 0,6
16:1 n-5 #	2,3 $\pm$ 0,7	0,4 $\pm$ 0,0	6,7 $\pm$ 3,1	0,5 $\pm$ 0,1	19,5 $\pm$ 16,6	0,5 $\pm$ 0,1
16:2 n-4 #	2,2 $\pm$ 1,1	0,4 $\pm$ 0,1	5,7 $\pm$ 2,2	0,5 $\pm$ 0,1	16,2 $\pm$ 14,7	0,4 $\pm$ 0,0
16:3 n-4 #	2,8 $\pm$ 1,1	0,6 $\pm$ 0,1	7,3 $\pm$ 2,3	0,6 $\pm$ 0,0	24,4 $\pm$ 21,1	0,6 $\pm$ 0,1
17:0 #	2,4 $\pm$ 1,4	0,5 $\pm$ 0,2	4,9 $\pm$ 2,0	0,4 $\pm$ 0,1	16,4 $\pm$ 14,6	0,4 $\pm$ 0,0
17:1 #	3,0 $\pm$ 1,8	0,6 $\pm$ 0,2	4,8 $\pm$ 2,0	0,4 $\pm$ 0,1	17,4 $\pm$ 15,4	0,4 $\pm$ 0,1
18:0 *	20,1 $\pm$ 7,9	4,2 $\pm$ 0,7	47,0 $\pm$ 12,3	4,0 $\pm$ 0,4	182,0 $\pm$ 158,5	4,2 $\pm$ 0,3
18:1 n-9	26,2 $\pm$ 13,6	5,2 $\pm$ 1,5	116,1 $\pm$ 50,9	9,3 $\pm$ 1,3	346,9 $\pm$ 317,7	8,1 $\pm$ 1,2
18:1 n-7 #	8,1 $\pm$ 4,3	1,8 $\pm$ 0,6	29,9 $\pm$ 10,8	2,5 $\pm$ 0,2	92,3 $\pm$ 81,7	2,2 $\pm$ 0,2
18:2 n-6 #	9,7 $\pm$ 4,3	1,9 $\pm$ 0,3	40,0 $\pm$ 16,5	3,3 $\pm$ 0,4	115,4 $\pm$ 103,6	2,7 $\pm$ 0,6
18:3 n-6 #	1,6 $\pm$ 1,4	0,3 $\pm$ 0,4	4,3 $\pm$ 1,6	0,4 $\pm$ 0,1	15,1 $\pm$ 15,8	0,4 $\pm$ 0,1
18:3 n-3 #	15,0 $\pm$ 8,3	2,9 $\pm$ 0,7	63,9 $\pm$ 29,8	5,1 $\pm$ 0,8	158,7 $\pm$ 151,8	3,5 $\pm$ 0,9
18:4 n-3 #	6,7 $\pm$ 4,7	1,4 $\pm$ 0,5	39,4 $\pm$ 21,9	3,1 $\pm$ 0,8	80,5 $\pm$ 75,3	1,9 $\pm$ 0,6
19:0 #	0,3 $\pm$ 0,1	0,1 $\pm$ 0,0	0,9 $\pm$ 0,6	0,1 $\pm$ 0,0	8,3 $\pm$ 13,9	0,2 $\pm$ 0,2
20:0 #	0,8 $\pm$ 0,4	0,2 $\pm$ 0,1	2,1 $\pm$ 0,9	0,2 $\pm$ 0,0	9,5 $\pm$ 9,4	0,3 $\pm$ 0,2
20:1 n-11 #	2,0 $\pm$ 1,2	0,4 $\pm$ 0,1	8,0 $\pm$ 3,4	0,7 $\pm$ 0,1	25,0 $\pm$ 22,7	0,6 $\pm$ 0,2
20:1 n-9 #	1,0 $\pm$ 0,4	0,2 $\pm$ 0,1	1,7 $\pm$ 0,7	0,1 $\pm$ 0,0	6,3 $\pm$ 5,5	0,2 $\pm$ 0,1
20:2 n-6 #	1,6 $\pm$ 0,6	0,4 $\pm$ 0,3	4,6 $\pm$ 1,8	0,4 $\pm$ 0,0	15,3 $\pm$ 14,1	0,4 $\pm$ 0,2
20:3 n-6 #	1,4 $\pm$ 3,7	0,3 $\pm$ 0,9	2,4 $\pm$ 1,6	0,2 $\pm$ 0,1	8,2 $\pm$ 8,1	0,2 $\pm$ 0,0
20:3 n-3 #	3,3 $\pm$ 1,7	0,7 $\pm$ 0,4	7,7 $\pm$ 5,2	0,6 $\pm$ 0,3	27,2 $\pm$ 27,7	0,6 $\pm$ 0,2
20:4 n-6	15,8 $\pm$ 4,2	3,2 $\pm$ 0,8	32,4 $\pm$ 9,2	2,7 $\pm$ 0,4	115,3 $\pm$ 115,2	3,1 $\pm$ 1,2
20:4 n-3 #	4,8 $\pm$ 2,7	1,0 $\pm$ 0,2	17,8 $\pm$ 7,3	1,5 $\pm$ 0,3	57,5 $\pm$ 77,9	1,2 $\pm$ 0,8
20:5 n-3 #	39,2 $\pm$ 14,2	7,4 $\pm$ 0,8	82,9 $\pm$ 26,5	6,9 $\pm$ 0,4	283,0 $\pm$ 246,9	6,6 $\pm$ 0,5
21:5 n-3 #	0,2 $\pm$ 0,4	0,1 $\pm$ 0,1	1,0 $\pm$ 1,0	0,1 $\pm$ 0,1	7,9 $\pm$ 14,0	0,1 $\pm$ 0,2
22:0 #	0,9 $\pm$ 0,9	0,2 $\pm$ 0,2	2,9 $\pm$ 2,6	0,2 $\pm$ 0,2	9,8 $\pm$ 16,3	0,2 $\pm$ 0,3
22:1 n-11 #	0,1 $\pm$ 0,1	0,0 $\pm$ 0,0	1,0 $\pm$ 1,1	0,1 $\pm$ 0,1	3,4 $\pm$ 5,1	0,1 $\pm$ 0,1
22:1 n-9 #	0,6 $\pm$ 0,3	0,2 $\pm$ 0,1	3,8 $\pm$ 2,7	0,4 $\pm$ 0,3	8,7 $\pm$ 10,6	0,2 $\pm$ 0,1
22:2 n-6 #	1,4 $\pm$ 0,8	0,3 $\pm$ 0,1	2,9 $\pm$ 2,6	0,2 $\pm$ 0,2	8,3 $\pm$ 7,8	0,2 $\pm$ 0,0
22:3 n-6	1,0 $\pm$ 0,3	0,2 $\pm$ 0,0	2,7 $\pm$ 1,1	0,2 $\pm$ 0,1	9,5 $\pm$ 8,5	0,2 $\pm$ 0,1
22:4 n-6 #	7,9 $\pm$ 2,2	1,6 $\pm$ 0,2	16,4 $\pm$ 4,3	1,4 $\pm$ 0,3	65,1 $\pm$ 58,1	1,5 $\pm$ 0,2
22:5 n-6 #	0,6 $\pm$ 0,2	0,1 $\pm$ 0,0	1,9 $\pm$ 0,9	0,2 $\pm$ 0,1	5,5 $\pm$ 5,1	0,1 $\pm$ 0,0
22:5 n-3	8,2 $\pm$ 3,2	1,6 $\pm$ 0,1	15,4 $\pm$ 7,3	1,3 $\pm$ 0,4	59,5 $\pm$ 51,7	1,4 $\pm$ 0,1
22:6 n-3	182,9 $\pm$ 50,9	34,5 $\pm$ 3,9	248,4 $\pm$ 49,9	21,5 $\pm$ 3,6	1233,6 $\pm$ 1077,4	29,1 $\pm$ 4,2
23:0 #	0,2 $\pm$ 0,1	0,0 $\pm$ 0,0	1,0 $\pm$ 1,6	0,1 $\pm$ 0,2	1,8 $\pm$ 2,2	0,0 $\pm$ 0,0
24:0 #	0,3 $\pm$ 0,2	0,1 $\pm$ 0,0	0,2 $\pm$ 0,2	0,0 $\pm$ 0,0	1,3 $\pm$ 1,2	0,0 $\pm$ 0,0
24:1 n-9 #	0,1 $\pm$ 0,1	0,0 $\pm$ 0,1	0,3 $\pm$ 0,3	0,0 $\pm$ 0,0	2,5 $\pm$ 5,6	0,1 $\pm$ 0,1
$\Sigma$ n-3 #	260,3 $\pm$ 86,1	49,5 $\pm$ 3,5	476,7 $\pm$ 149,0	40,0 $\pm$ 2,2	1907,9 $\pm$ 1722,6	44,3 $\pm$ 3,0
$\Sigma$ n-6 #	41,0 $\pm$ 17,8	8,3 $\pm$ 1,7	107,7 $\pm$ 39,6	8,9 $\pm$ 0,5	357,7 $\pm$ 336,4	8,8 $\pm$ 1,3
total #	510,7 $\pm$ 158,9	100 $\pm$ 0,0	1205,7 $\pm$ 385,3	100,0 $\pm$ 0,0	4288,2 $\pm$ 3761,9	100,0 $\pm$ 0,0

ERGEBNISSE

Tabelle 3.7 Fettsäuremuster des Zooplanktons aus dem Breiten Luzin im April, Juli und Oktober 2002, dargestellt als Anteil am Frischgewicht (FG) sowie als Prozentanteil an der Summe aller detektierter Fettsäuren (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung); n = Anzahl der Proben.

Fettsäuren	April		Juli		Oktober	
	$\mu\text{g g}^{-1}$ FG	Anteil [%]	$\mu\text{g g}^{-1}$ FG	Anteil [%]	$\mu\text{g g}^{-1}$ FG	Anteil [%]
n	8	8	8	8	7	7
14:0	255,7 $\pm$ 180,6	7,7 $\pm$ 0,9	78,8 $\pm$ 27,1	4,5 $\pm$ 0,5	263,3 $\pm$ 117,1	4,6 $\pm$ 0,9
14:1 n-7	3,8 $\pm$ 3,1	0,1 $\pm$ 0,0	3,0 $\pm$ 3,9	0,2 $\pm$ 0,3	8,7 $\pm$ 3,5	0,2 $\pm$ 0,0
14:1 n-5	19,1 $\pm$ 14,8	0,5 $\pm$ 0,0	13,2 $\pm$ 5,3	0,8 $\pm$ 0,1	43,5 $\pm$ 17,1	0,8 $\pm$ 0,1
15:0	20,6 $\pm$ 15,5	0,6 $\pm$ 0,1	9,4 $\pm$ 3,3	0,5 $\pm$ 0,1	32,5 $\pm$ 12,0	0,6 $\pm$ 0,0
15:1	30,1 $\pm$ 30,7	0,8 $\pm$ 0,2	30,7 $\pm$ 12,8	1,7 $\pm$ 0,2	236,8 $\pm$ 103,7	4,0 $\pm$ 0,8
16:0	520,6 $\pm$ 358,3	16,1 $\pm$ 2,9	298,6 $\pm$ 110,9	16,9 $\pm$ 1,0	801,3 $\pm$ 330,3	13,9 $\pm$ 1,2
16:1 n-9	8,9 $\pm$ 6,7	0,3 $\pm$ 0,0	13,1 $\pm$ 4,1	0,8 $\pm$ 0,3	45,0 $\pm$ 18,8	0,8 $\pm$ 0,2
16:1 n-7	253,1 $\pm$ 188,1	7,3 $\pm$ 0,8	52,4 $\pm$ 20,1	3,0 $\pm$ 0,3	160,8 $\pm$ 66,5	2,8 $\pm$ 0,3
16:1 n-5	20,3 $\pm$ 14,9	0,6 $\pm$ 0,1	9,8 $\pm$ 3,1	0,6 $\pm$ 0,1	40,3 $\pm$ 15,9	0,7 $\pm$ 0,1
16:2 n-4	39,1 $\pm$ 29,8	1,2 $\pm$ 0,1	12,7 $\pm$ 4,5	0,7 $\pm$ 0,1	46,7 $\pm$ 17,8	0,8 $\pm$ 0,1
16:3 n-4	22,2 $\pm$ 15,0	0,7 $\pm$ 0,2	14,4 $\pm$ 5,1	0,9 $\pm$ 0,2	10,6 $\pm$ 4,3	0,2 $\pm$ 0,0
17:0	49,1 $\pm$ 37,3	1,4 $\pm$ 0,2	5,7 $\pm$ 2,4	0,4 $\pm$ 0,2	17,2 $\pm$ 6,8	0,3 $\pm$ 0,0
17:1	64,5 $\pm$ 50,7	1,8 $\pm$ 0,4	5,5 $\pm$ 2,0	0,3 $\pm$ 0,1	20,0 $\pm$ 6,8	0,4 $\pm$ 0,0
18:0	91,4 $\pm$ 62,6	2,9 $\pm$ 0,7	59,1 $\pm$ 22,2	3,4 $\pm$ 0,1	169,7 $\pm$ 129,5	2,7 $\pm$ 1,7
18:1 n-9	115,9 $\pm$ 80,7	3,5 $\pm$ 0,4	98,6 $\pm$ 52,1	5,3 $\pm$ 2,1	229,1 $\pm$ 105,0	4,0 $\pm$ 0,9
18:1 n-7	77,5 $\pm$ 55,7	2,3 $\pm$ 0,2	40,8 $\pm$ 18,5	2,3 $\pm$ 0,5	108,4 $\pm$ 64,9	1,9 $\pm$ 0,8
18:2 n-6	103,7 $\pm$ 75,7	3,0 $\pm$ 0,3	74,9 $\pm$ 27,7	4,3 $\pm$ 0,2	224,9 $\pm$ 88,0	3,9 $\pm$ 0,2
18:3 n-6	21,3 $\pm$ 21,0	0,6 $\pm$ 0,2	4,4 $\pm$ 2,8	0,3 $\pm$ 0,1	13,9 $\pm$ 5,8	0,2 $\pm$ 0,0
18:3 n-3	266,3 $\pm$ 199,5	7,7 $\pm$ 1,0	219,3 $\pm$ 82,3	12,4 $\pm$ 0,9	433,3 $\pm$ 179,9	7,5 $\pm$ 0,7
18:4 n-3	170,3 $\pm$ 125,3	5,2 $\pm$ 0,5	104,2 $\pm$ 39,1	5,9 $\pm$ 0,5	356,7 $\pm$ 157,0	6,2 $\pm$ 1,3
19:0	11,2 $\pm$ 11,7	0,4 $\pm$ 0,4	5,7 $\pm$ 2,8	0,3 $\pm$ 0,1	19,0 $\pm$ 7,9	0,3 $\pm$ 0,1
20:0	15,6 $\pm$ 9,8	0,7 $\pm$ 0,7	6,7 $\pm$ 2,2	0,4 $\pm$ 0,1	21,5 $\pm$ 7,4	0,4 $\pm$ 0,1
20:1 n-11	24,1 $\pm$ 15,1	0,9 $\pm$ 0,5	10,9 $\pm$ 3,5	0,6 $\pm$ 0,1	45,8 $\pm$ 15,1	0,8 $\pm$ 0,1
20:1 n-9	11,5 $\pm$ 8,2	0,4 $\pm$ 0,3	6,3 $\pm$ 4,9	0,3 $\pm$ 0,2	31,1 $\pm$ 16,5	0,6 $\pm$ 0,4
20:2 n-6	12,4 $\pm$ 7,8	0,4 $\pm$ 0,2	10,9 $\pm$ 4,3	0,6 $\pm$ 0,2	24,6 $\pm$ 9,2	0,4 $\pm$ 0,1
20:3 n-6	8,6 $\pm$ 5,4	0,4 $\pm$ 0,5	6,9 $\pm$ 2,7	0,4 $\pm$ 0,1	21,9 $\pm$ 8,8	0,4 $\pm$ 0,1
20:3 n-3	23,3 $\pm$ 15,7	0,8 $\pm$ 0,2	13,3 $\pm$ 3,9	0,8 $\pm$ 0,2	39,4 $\pm$ 12,3	0,9 $\pm$ 0,8
20:4 n-6	32,7 $\pm$ 28,3	0,9 $\pm$ 0,3	42,2 $\pm$ 16,1	2,4 $\pm$ 0,5	164,1 $\pm$ 67,6	2,8 $\pm$ 0,3
20:4 n-3	50,2 $\pm$ 48,4	1,4 $\pm$ 0,3	18,4 $\pm$ 10,6	1,1 $\pm$ 0,6	87,6 $\pm$ 40,2	1,5 $\pm$ 0,2
20:5 n-3	360,2 $\pm$ 299,6	9,6 $\pm$ 3,3	154,4 $\pm$ 86,4	8,7 $\pm$ 3,5	592,7 $\pm$ 240,4	10,2 $\pm$ 0,6
21:5 n-3	8,3 $\pm$ 6,3	0,3 $\pm$ 0,2	2,3 $\pm$ 2,3	0,1 $\pm$ 0,1	4,6 $\pm$ 2,2	0,1 $\pm$ 0,0
22:0	11,5 $\pm$ 10,3	0,4 $\pm$ 0,2	4,8 $\pm$ 2,4	0,3 $\pm$ 0,1	19,1 $\pm$ 7,7	0,3 $\pm$ 0,1
22:1 n-11	3,7 $\pm$ 3,5	0,1 $\pm$ 0,1	1,0 $\pm$ 0,7	0,1 $\pm$ 0,8	4,6 $\pm$ 2,9	0,1 $\pm$ 0,1
22:1 n-9	17,3 $\pm$ 15,3	0,5 $\pm$ 0,2	4,1 $\pm$ 1,7	0,3 $\pm$ 0,1	17,0 $\pm$ 6,4	0,3 $\pm$ 0,1
22:2 n-6	26,7 $\pm$ 39,7	0,6 $\pm$ 0,3	4,3 $\pm$ 1,5	0,3 $\pm$ 0,0	16,2 $\pm$ 7,0	0,3 $\pm$ 0,0
22:3 n-6	2,0 $\pm$ 1,3	0,1 $\pm$ 0,0	2,3 $\pm$ 1,6	0,1 $\pm$ 0,0	10,2 $\pm$ 4,2	0,2 $\pm$ 0,0
22:4 n-6	29,7 $\pm$ 23,9	0,9 $\pm$ 0,1	29,2 $\pm$ 10,9	1,7 $\pm$ 0,1	152,3 $\pm$ 64,1	2,6 $\pm$ 0,1
22:5 n-6	4,9 $\pm$ 3,6	0,2 $\pm$ 0,1	2,1 $\pm$ 1,0	0,1 $\pm$ 0,1	11,4 $\pm$ 6,1	0,2 $\pm$ 0,0
22:5 n-3	25,8 $\pm$ 20,5	0,7 $\pm$ 0,1	13,8 $\pm$ 4,7	0,8 $\pm$ 0,1	54,8 $\pm$ 36,3	0,9 $\pm$ 0,4
22:6 n-3	537,3 $\pm$ 389,4	15,5 $\pm$ 2,3	264,3 $\pm$ 92,3	15,1 $\pm$ 0,8	1132,1 $\pm$ 455,3	19,6 $\pm$ 1,3
23:0	4,3 $\pm$ 4,6	0,1 $\pm$ 0,1	1,5 $\pm$ 0,6	0,1 $\pm$ 0,0	2,5 $\pm$ 1,9	0,0 $\pm$ 0,0
24:0	7,7 $\pm$ 6,1	0,3 $\pm$ 0,1	5,2 $\pm$ 3,0	0,3 $\pm$ 0,1	28,1 $\pm$ 11,4	0,5 $\pm$ 0,0
24:1 n-9	1,8 $\pm$ 1,9	0,1 $\pm$ 0,0	1,2 $\pm$ 0,3	0,1 $\pm$ 0,0	7,8 $\pm$ 3,3	0,2 $\pm$ 0,1
$\Sigma$ n-3	1441,7 $\pm$ 1104,5	41,2 $\pm$ 5,7	790,0 $\pm$ 321,6	45,0 $\pm$ 6,6	2701,2 $\pm$ 1123,5	46,8 $\pm$ 5,3
$\Sigma$ n-6	242,0 $\pm$ 206,7	7,1 $\pm$ 0,8	177,1 $\pm$ 68,6	10,1 $\pm$ 1,3	639,5 $\pm$ 260,9	11,0 $\pm$ 0,9
total	3384,3 $\pm$ 2509,0	100 $\pm$ 0,0	1760,2 $\pm$ 636,1	100,0 $\pm$ 0,0	5771,0 $\pm$ 2293,9	100,0 $\pm$ 0,0

ERGEBNISSE

Tabelle 3.8 Fettsäuremuster des Phytoplanktons/Sestons aus dem Breiten Luzin im April, Juli und Oktober 2002, dargestellt als Anteil pro Liter sowie als Prozentanteil an der Summe aller detektierter Fettsäuren (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung); n = Anzahl der Proben; -- = nicht detektiert.

Fettsäuren	April		Juli		Oktober	
	$\mu\text{g l}^{-1}$	Anteil [%]	$\mu\text{g l}^{-1}$	Anteil [%]	$\mu\text{g l}^{-1}$	Anteil [%]
n	4	4	4	4	4	4
14:0	$5,2 \pm 0,3$	$6,5 \pm 0,7$	$1,6 \pm 0,4$	$5,8 \pm 1,6$	$4,0 \pm 1,1$	$7,9 \pm 1,0$
14:1 n-7	$0,4 \pm 0,2$	$0,5 \pm 0,2$	$0,2 \pm 0,2$	$0,8 \pm 0,7$	$0,2 \pm 0,1$	$0,5 \pm 0,3$
14:1 n-5	$0,5 \pm 0,1$	$0,6 \pm 0,1$	$0,3 \pm 0,1$	$1,1 \pm 0,3$	$0,5 \pm 0,2$	$0,9 \pm 0,1$
15:0	$0,9 \pm 0,2$	$1,2 \pm 0,3$	$0,4 \pm 0,1$	$1,5 \pm 0,4$	$0,6 \pm 0,2$	$1,1 \pm 0,0$
15:1	$0,9 \pm 0,1$	$1,1 \pm 0,2$	$0,4 \pm 0,2$	$1,5 \pm 0,5$	$1,0 \pm 0,5$	$1,8 \pm 0,5$
16:0	$16,6 \pm 1,2$	$20,7 \pm 2,7$	$4,4 \pm 0,9$	$15,6 \pm 3,8$	$8,4 \pm 3,5$	$16,0 \pm 0,6$
16:1 n-9	$0,9 \pm 1,0$	$1,2 \pm 1,3$	$0,7 \pm 0,7$	$2,1 \pm 1,9$	$0,7 \pm 0,7$	$1,5 \pm 1,5$
16:1 n-7	$4,9 \pm 0,5$	$6,1 \pm 0,8$	$0,6 \pm 0,4$	$2,6 \pm 2,2$	$1,6 \pm 0,6$	$3,0 \pm 0,2$
16:1 n-5	$0,5 \pm 0,0$	$0,6 \pm 0,1$	$0,5 \pm 0,3$	$2,0 \pm 1,6$	$0,7 \pm 0,2$	$1,6 \pm 0,8$
16:2 n-4	$0,5 \pm 0,1$	$0,7 \pm 0,1$	$0,4 \pm 0,1$	$1,3 \pm 0,5$	$0,5 \pm 0,2$	$0,9 \pm 0,1$
16:3 n-4	$0,9 \pm 0,4$	$1,0 \pm 0,5$	$0,2 \pm 0,1$	$0,8 \pm 0,3$	$0,9 \pm 0,4$	$1,6 \pm 0,2$
17:0	$1,3 \pm 0,2$	$1,7 \pm 0,4$	$0,7 \pm 0,3$	$2,4 \pm 0,7$	$0,3 \pm 0,1$	$0,6 \pm 0,1$
17:1	$2,9 \pm 0,4$	$3,7 \pm 0,7$	$0,3 \pm 0,2$	$1,0 \pm 0,3$	$0,4 \pm 0,2$	$0,8 \pm 0,3$
18:0	$4,3 \pm 0,7$	$5,4 \pm 0,9$	$2,0 \pm 0,7$	$6,8 \pm 1,2$	$2,9 \pm 0,9$	$5,7 \pm 0,8$
18:1 n-9	$3,9 \pm 1,7$	$4,8 \pm 2,2$	$3,0 \pm 0,8$	$10,6 \pm 2,0$	$3,6 \pm 1,2$	$7,0 \pm 0,5$
18:1 n-7	$1,1 \pm 0,6$	$1,4 \pm 0,8$	$0,7 \pm 0,5$	$2,1 \pm 0,7$	$1,2 \pm 0,5$	$2,3 \pm 0,2$
18:2 n-6	$2,8 \pm 0,4$	$3,5 \pm 0,3$	$1,1 \pm 1,2$	$3,1 \pm 2,4$	$1,9 \pm 0,7$	$3,7 \pm 0,4$
18:3 n-6	$0,8 \pm 0,1$	$1,0 \pm 0,2$	$1,0 \pm 1,1$	$2,9 \pm 2,0$	$0,3 \pm 0,2$	$0,7 \pm 0,5$
18:3 n-3	$2,9 \pm 0,4$	$3,6 \pm 0,3$	$1,8 \pm 1,4$	$5,5 \pm 2,1$	$2,7 \pm 1,2$	$5,0 \pm 1,1$
18:4 n-3	$2,6 \pm 0,4$	$3,2 \pm 0,3$	$0,9 \pm 0,9$	$2,5 \pm 1,6$	$2,7 \pm 1,0$	$5,3 \pm 0,9$
19:0	$0,1 \pm 0,1$	$0,1 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,3$	$0,5 \pm 0,6$	$0,1 \pm 0,1$	$0,3 \pm 0,2$
20:0	$0,5 \pm 0,0$	$0,6 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,3$	$0,7 \pm 0,4$	$0,3 \pm 0,2$	$0,5 \pm 0,1$
20:1 n-11	$1,2 \pm 0,5$	$1,5 \pm 0,6$	$0,4 \pm 0,2$	$1,4 \pm 0,2$	$0,5 \pm 0,2$	$1,2 \pm 0,8$
20:1 n-9	$0,1 \pm 0,1$	$0,1 \pm 0,2$	$0,3 \pm 0,5$	$1,8 \pm 3,0$	$0,2 \pm 0,2$	$0,4 \pm 0,4$
20:2 n-6	$0,5 \pm 0,2$	$0,6 \pm 0,3$	$0,1 \pm 0,0$	$0,5 \pm 0,1$	$0,4 \pm 0,3$	$0,8 \pm 0,2$
20:3 n-6	$0,3 \pm 0,1$	$0,3 \pm 0,1$	$0,1 \pm 0,0$	$0,4 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,2$	$0,4 \pm 0,1$
20:3 n-3	$0,6 \pm 0,5$	$0,8 \pm 0,6$	$0,2 \pm 0,2$	$0,5 \pm 0,3$	$0,3 \pm 0,4$	$0,5 \pm 0,4$
20:4 n-6	$0,2 \pm 0,2$	$0,3 \pm 0,3$	$0,4 \pm 0,5$	$1,2 \pm 0,8$	$0,9 \pm 0,6$	$1,6 \pm 0,6$
20:4 n-3	$0,6 \pm 0,5$	$0,8 \pm 0,6$	$0,3 \pm 0,2$	$1,2 \pm 0,7$	$0,3 \pm 0,2$	$0,5 \pm 0,4$
20:5 n-3	$5,9 \pm 2,4$	$7,4 \pm 3,2$	$1,4 \pm 2,1$	$3,5 \pm 4,2$	$2,8 \pm 2,0$	$4,8 \pm 2,1$
21:5 n-3	--	--	--	--	$0,4 \pm 0,8$	$0,5 \pm 1,0$
22:0	$5,0 \pm 4,3$	$5,8 \pm 4,9$	$0,3 \pm 0,1$	$1,1 \pm 0,9$	$0,2 \pm 0,0$	$0,5 \pm 0,1$
22:1 n-11	$4,0 \pm 4,6$	$4,5 \pm 5,2$	$0,0 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,3$	--	--
22:1 n-9	$0,1 \pm 0,1$	$0,1 \pm 0,1$	$0,1 \pm 0,1$	$0,3 \pm 0,2$	$0,2 \pm 0,1$	$0,3 \pm 0,1$
22:2 n-6	$0,0 \pm 0,1$	$0,0 \pm 0,1$	$0,9 \pm 1,3$	$2,6 \pm 2,9$	$1,3 \pm 1,5$	$2,8 \pm 4,0$
22:3 n-6	--	--	$0,1 \pm 0,1$	$0,3 \pm 0,6$	$0,1 \pm 0,2$	$0,1 \pm 0,3$
22:4 n-6	$0,2 \pm 0,0$	$0,3 \pm 0,0$	$0,1 \pm 0,1$	$0,3 \pm 0,3$	$1,8 \pm 1,2$	$4,3 \pm 4,0$
22:5 n-6	$1,9 \pm 0,4$	$2,4 \pm 0,7$	$0,1 \pm 0,1$	$0,4 \pm 0,3$	$0,1 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,1$
22:5 n-3	$0,0 \pm 0,1$	$0,0 \pm 0,1$	$1,4 \pm 2,8$	$4,6 \pm 8,9$	$0,6 \pm 0,7$	$1,3 \pm 1,8$
22:6 n-3	$2,7 \pm 1,5$	$3,5 \pm 1,9$	$1,1 \pm 0,7$	$3,5 \pm 1,6$	$5,3 \pm 5,6$	$8,3 \pm 6,6$
23:0	--	--	--	--	--	--
24:0	$0,7 \pm 0,1$	$0,9 \pm 0,2$	$0,5 \pm 0,6$	$1,6 \pm 1,9$	$0,4 \pm 0,3$	$0,8 \pm 0,2$
24:1 n-9	$1,5 \pm 0,2$	$1,8 \pm 0,3$	$0,6 \pm 0,4$	$1,9 \pm 1,5$	$0,9 \pm 0,1$	$2,0 \pm 0,9$
$\Sigma$ n-3	$15,4 \pm 5,7$	$19,1 \pm 4,0$	$7,1 \pm 8,4$	$21,1 \pm 9,9$	$15,1 \pm 11,9$	$26,4 \pm 9,3$
$\Sigma$ n-6	$6,7 \pm 1,6$	$8,4 \pm 1,5$	$4,0 \pm 4,5$	$11,6 \pm 7,2$	$7,0 \pm 4,9$	$14,5 \pm 7,2$
total	$80,9 \pm 7,7$	$100,0 \pm 0,0$	$30,4 \pm 13,0$	$100,0 \pm 0,0$	$52,3 \pm 21,6$	$100,0 \pm 0,0$

### 3.2.4 Produktion und trophische Transfereffizienz im Breiten Luzin

#### 3.2.4.1 Produktionsberechnungen

Die kalkulierte Primärproduktion des Phytoplanktons im Jahr 2002 betrug  $202 \text{ g C m}^{-2}$ . Dies entsprach einer täglichen Produktion von  $554 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Für die Zeit vom 1. April bis 31. Oktober ergab sich daraus eine Primärproduktion von  $118,4 \text{ g C m}^{-2}$ .

Die sekundäre Zooplanktonproduktion im Zeitraum 1. April bis 31. Oktober 2002 wies einen Wert von  $59,2 \text{ g C m}^{-2}$  auf. Die höchste Tagesproduktion wurde mit  $533 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  im Juli erreicht (Abb. 3.37 A), während die Werte im April und Oktober bei  $144$  und  $84 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  lagen. Die Differenz der Produktion zwischen den drei Monaten war bei den Copepoda, ihren Nauplien und den Rotatoria größer als bei *Bosmina* spp., *Daphnia* spp. und *L. kindtii*.

Die Gesamtproduktion von *M. relictus* vom 1. April bis 31. Oktober betrug  $0,05 \text{ g C m}^{-2}$ . Die höchste Tagesproduktionsrate von  $0,35 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  wurde im Juli bestimmt. Im April und Oktober erreichte die Produktion Werte von  $0,02 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  und  $0,29 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  (Abb. 3.37 B).

Bei *C. albula* konnte als Gesamtproduktion des Zeitraums 1. April bis 31. Oktober ein Wert von  $0,3 \text{ g C m}^{-2}$  ermittelt werden. Die tägliche Produktion der gesamten Population von *C. albula* lag bei  $1,34 \text{ mg C m}^{-2}$  im April,  $0,43 \text{ mg C m}^{-2}$  im Juli und  $1,38 \text{ mg C m}^{-2}$  im Oktober (Abb. 3.37 C). Dabei stieg die Produktion der Altersgruppe 0+ von einem Minimum im April ( $0,02 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) über die drei Monate hin an und erreichte im Oktober ein Maximum von  $0,51 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Die höchste Produktion der Altersgruppe 1+ lag mit  $0,77 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  im April. Die Werte gingen im Juli zurück ( $0,14 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), stiegen aber im Oktober erneut auf  $0,27 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  an. Bei der Altersgruppe 2+ und größer waren die Produktionswerte im April und Oktober ähnlich ( $0,56$  bzw.  $0,59 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), während sie im Juli mit  $0,2 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  deutlich geringer waren.

## ERGEBNISSE

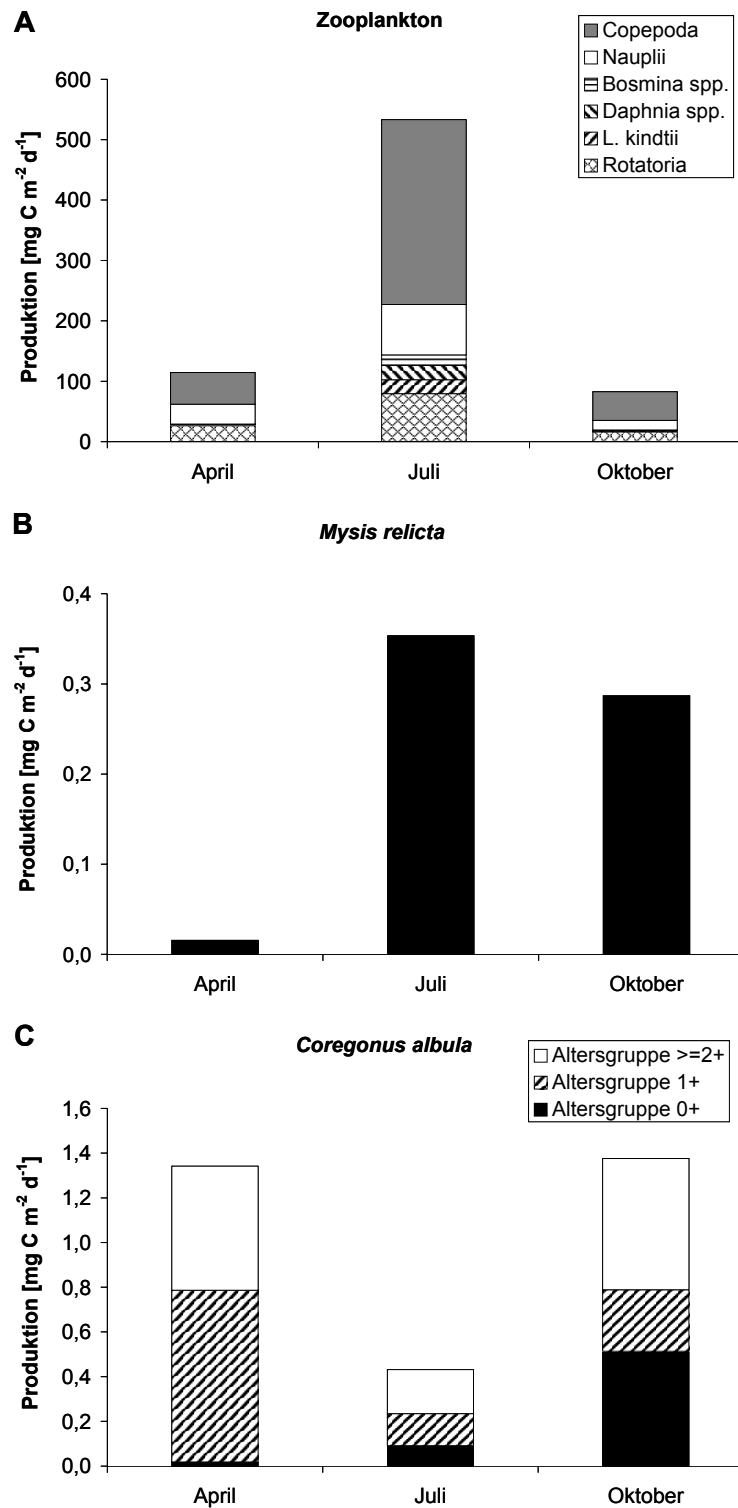


Abbildung 3.37 Tagesproduktionsraten in mg C m<sup>-2</sup> von Zooplankton [A], *Mysis relicta* [B] und *Coregonus albula* [C] im Breiten Luzin für die Monate April, Juli und Oktober 2002.

### 3.2.4.2 Trophische Transfereffizienz (TTE)

Die auf Basis der jeweiligen Gesamtproduktion des Zeitraums vom 1. April bis 31. Oktober 2002 berechnete TTE zwischen Primärproduktion des Phytoplanktons und Produktion des Zooplanktons betrug 50 % (Abb. 3.38). In den drei Untersuchungsmonaten wurden auf

Grundlage der täglichen Produktionen Werte zwischen 15 und 97 % erreicht, mit einem Durchschnitt von 44 % (Tab. 3.9).

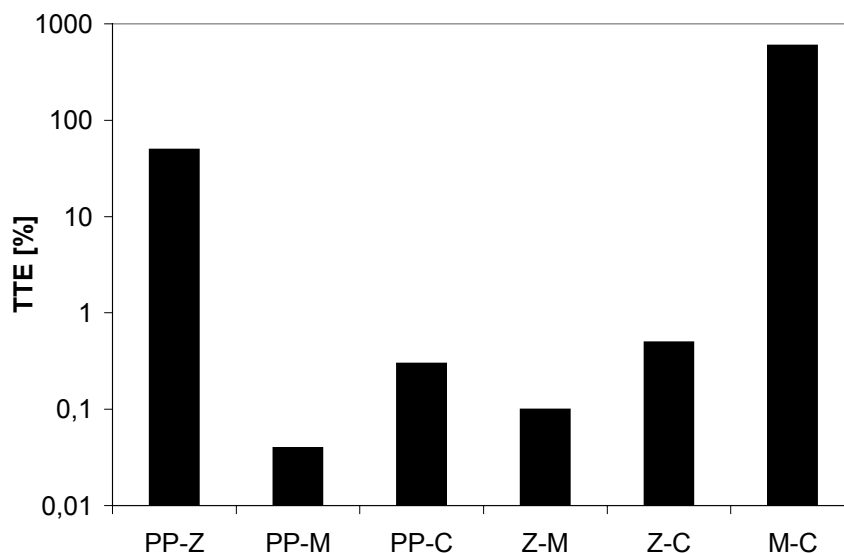


Abbildung 3.38 Auf Basis der Gesamtproduktion des Zeitraums 1.April - 31.Oktober 2002 berechnete Transfereffizienz (TTE %) zwischen verschiedenen trophischen Niveaus im Breiten Luzin. PP-Z = Primär- zu Zooplanktonproduktion, PP-M = Primär- zu *M. relict*a-Produktion, PP-C = Primär- zu *C. albula*-Produktion, Z-M = Zooplankton- zu *M. relict*a-Produktion, Z-C = Zooplankton- zu *C. albula*-Produktion, M-C = *M. relict*a- zu *C. albula*-Produktion.

Basierend auf der jeweiligen Gesamtproduktion im Zeitraum vom 1. April bis 31. Oktober 2002 betrug die TTE zwischen Primärproduktion und Produktion von *M. relict*a 0,04% (Abb. 3.38). Die TTE in den drei Untersuchungsmonaten erreichte bei einem Mittelwert von 0,01 % Werte zwischen 0,001 und 0,02 %, (Tab. 3.9).

Die für die Periode 1. April - 31. Oktober 2002 kalkulierte TTE zwischen Primärproduktion und *C. albula* betrug 0,3 % (Abb. 3.38). Die TTE der einzelnen Monate lag dabei zwischen 0,1 und 0,3 %, bei einem Durchschnitt von 0,2 % (Tab. 3.9).

Zwischen Zooplankton und *M. relict*a konnte während der Zeit vom 1. April bis 31. Oktober 2002 eine TTE von 0,1 % bestimmt werden (Abb. 3.38). Die TTE der einzelnen Monate variierte zwischen 0,01 und 0,2 %, wobei der Mittelwert hier ebenfalls 0,1 % betrug (Tab. 3.9).

Die TTE zwischen Zooplankton und *C. albula* erreichte im Zeitraum vom 1. April bis 31. Oktober 2002 0,5 % (Abb. 3.38). In den einzelnen Monaten lag die TTE dabei zwischen 0,1 und 1,3 %, bei einem Durchschnitt von 0,9 % (Tab 3.9).



Tabelle 3.9 Trophische Transfereffizienz (TTE %) zwischen verschiedenen Produktionsebenen im Breiten Luzin im April, Juli und Oktober 2002.

	TTE [%]			
	April	Juli	Oktober	Mittelwert ± Standardabweichung
<b>Primärproduktion → Zooplankton</b>	20,7	96,2	15,0	44,0 ± 45,4
<b>Primärproduktion → <i>M. relicta</i></b>	0,001	0,01	0,02	0,01 ± 0,01
<b>Primärproduktion → <i>C. albula</i></b>	0,2	0,1	0,3	0,2 ± 0,1
<b>Zooplankton → <i>M. relicta</i></b>	0,01	0,1	0,2	0,1 ± 0,1
<b>Zooplankton → <i>C. albula</i></b>	1,3	0,1	1,2	0,9 ± 0,7
<b><i>M. relicta</i> → <i>C. albula</i></b>	435,5	10,9	123,2	189,8 ± 220

Für die TTE zwischen der Gesamtproduktion von *M. relicta* und *C. albula* vom 1. April bis 31. Oktober wurden 600 % ermittelt (Abb. 3.38). Die anhand der Tagesproduktion berechnete mittlere TTE der drei Untersuchungstermine betrug 190 %, wobei hier hohe Schwankungen beobachtet wurden. Maximalwerte der TTE lagen bei 436 % im April, Minimalwerte von 11 % traten im Juli auf (Tab. 3.9).

## 4 Diskussion

### 4.1 Bestandssituation und Verteilungsmuster von *Mysis relicta* und *Coregonus albula*

#### 4.1.1 Verbreitung und Abundanz von *Mysis relicta* in Abhängigkeit vom trophischen Zustand der Gewässer

Mit dem Vorkommen von *M. relicta* in allen drei untersuchten Gewässern zeigt die gegenwärtige Situation eine weiträumigere Verbreitung der Art im Feldberger Seengebiet auf als in den 80er Jahren des vergangenen Jahrhunderts beschrieben. WATERSTRAAT (1988) konnte hohe Dichten nur in einigen Bereichen des Breiten Luzins feststellen, während im Zansen lediglich einzelne Individuen gefangen wurden und *M. relicta* im Schmalen Luzin nicht nachweisbar war. Mit den in der vorliegenden Arbeit gezeigten hohen Dichten im Breiten Luzin und in Teilen des Schmalen Luzins sowie relevanten Abundanzen im Zansen gleicht die derzeitige Verbreitung von *M. relicta* eher der Situation, wie sie für den Anfang des vergangenen Jahrhunderts beschrieben wurde. Auch THIENEMANN (1925, 1928) wies die Art in allen drei Seen nach. Allerdings wurden in den historischen Studien keine exakten Angaben zu den Individuendichten gemacht, so dass ein Vergleich der Abundanzen nicht möglich ist. Vielmehr beschrieb THIENEMANN (1925, 1928) das Vorkommen von *M. relicta* im Breiten Luzin und im südlichen Teil des Schmalen Luzins als häufig, während die Individuenzahlen im nördlichen Teil des Schmalen Luzins sowie im Zansen als gering eingeschätzt wurden.

Als Hauptursache des Populationsrückgangs in den 1980er Jahren führte WATERSTRAAT (1988) die anthropogen bedingte Eutrophierung der Seen an. Vor allem der damit verbundene Sauerstoffmangel im Hypolimnion verschlechterte die Lebensbedingungen von *M. relicta*. Im Breiten Luzin ging im Zeitraum zwischen 1924 und 1982 der Sauerstoffgehalt im Hypolimnion während der Sommerstagnation stark zurück (Abb. 4.1). Seit 1976 trat dort zugleich Schwefelwasserstoff am Gewässergrund auf (RICHTER 1982). Zusätzlich bildete sich ein metalimnisches Sauerstoffminimum aus (Abb. 4.1). Auch im Schmalen Luzin reduzierte sich während der Sommerstagnation die Sauerstoffkonzentration im Hypolimnion zwischen 1924 und 1995 beständig (Abb. 4.2). Im Juli 1980 konnte unterhalb von 25 m kein Sauerstoff mehr nachgewiesen werden. Stattdessen trat in diesem Tiefenbereich Schwefelwasserstoff auf (RICHTER 1982). Im Spätsommer 1995, ein Jahr vor Beginn der Seenrestaurierung, fehlte schon im überwiegenden Teil des Hypolimnions der Sauerstoff (KOSCHEL et al. 2001).

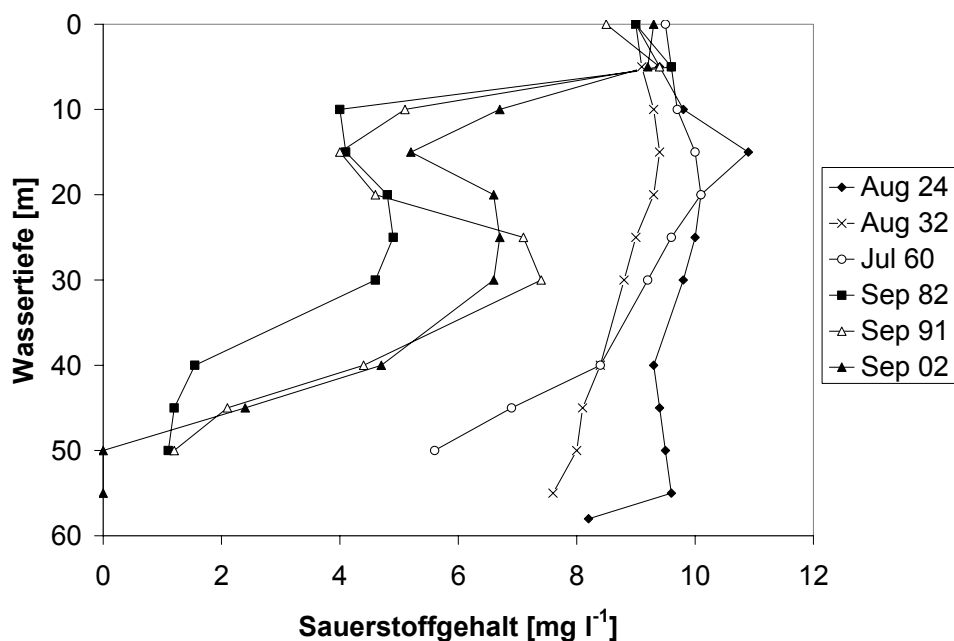


Abbildung 4.1 Ausgewählte Sauerstoffprofile während der Sommerstagnation des Breiten Luzins in unterschiedlichen Jahren. August 1924 nach THIENEMANN (1925), August 1932 nach OHLE (1934), Juli 1960 nach UHLMANN (1961).

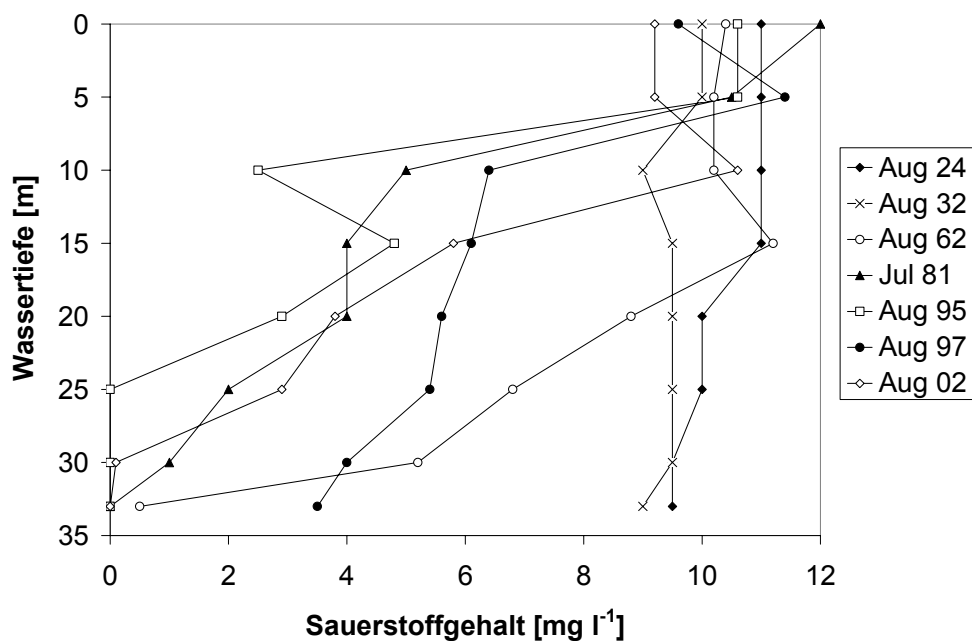


Abbildung 4.2 Ausgewählte Sauerstoffprofile während der Sommerstagnation im Carwitzer Becken des Schmalen Luzins in unterschiedlichen Jahren. August 1924 nach THIENEMANN (1925), August 1932 nach OHLE (1934), August 1962 und Juli 1981 nach RICHTER (1982).

Eine ähnliche Situation zeigte sich auch im Zansen. Sauerstoffdefizite im Hypolimnion während der Sommerstagnation traten dort mit kontinuierlicher Verschlechterung seit 1962

auf (Abb. 4.3). Zwischen 1970 und 1972 war gleichzeitig Schwefelwasserstoff bis zu einer Tiefe von 36 m nachweisbar (RICHTER 1983). Zusätzlich bildete sich 1970 und 1980 auch ein metalimnisches Sauerstoffminimum aus (Abb. 4.3).

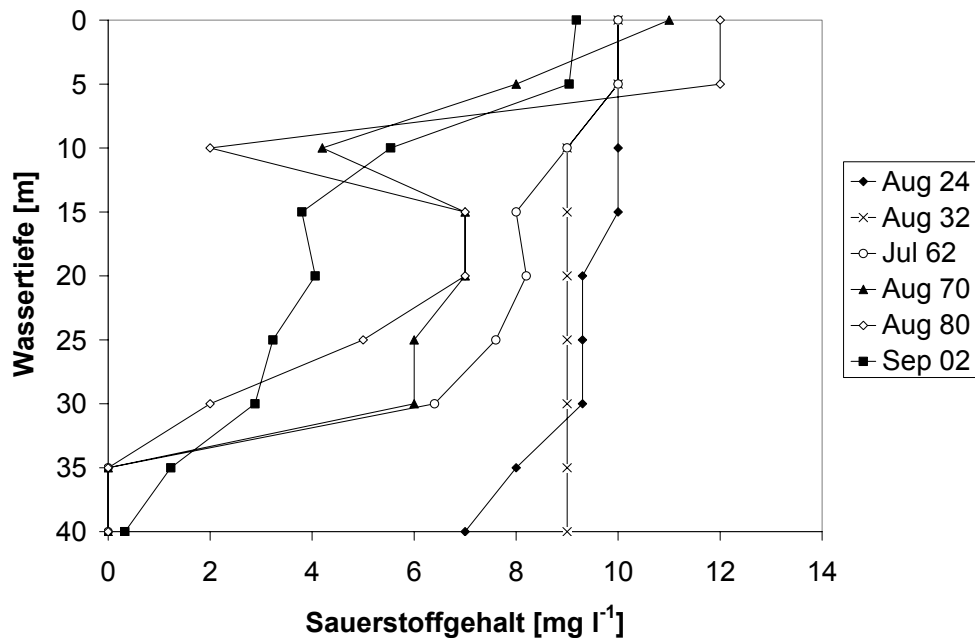


Abbildung 4.3 Ausgewählte Sauerstoffprofile während der Sommerstagnation des Zansens in unterschiedlichen Jahren. August 1924 nach THIENEMANN (1925), August 1932 nach OHLE (1934), August 1962 und August 1970 nach RICHTER (1971), August 1980 nach RICHTER (1983).

Insgesamt belegen die zunehmende Eutrophierung der genannten Gewässer bis weit in die 80er Jahre des letzten Jahrhunderts und der damit verbundene Sauerstoffrückgang im Tiefenwasser eine Verschlechterung der Lebensbedingungen für *M. relicta*, welche sich direkt und negativ auf die Verbreitung und Abundanz der Art ausgewirkt haben. Nach SHERMAN et al. (1987) und THIENEMANN (1925) ist ein Sauerstoffgehalt  $> 1\text{--}1,4 \text{ mg l}^{-1}$  nötig, um ein Überleben von *M. relicta* zu sichern. Dieser war jedoch in den großen Tiefenbereichen der Gewässer während der Sommerstagnation nicht immer gegeben. HORPPILA et al. (2003) wiesen darauf hin, dass ungünstige physikalisch-chemische Zustände *M. relicta* nicht nur direkt schädigen können. Auch indirekte Einflüsse können in diesem Zusammenhang eine große Rolle spielen. Die Tiere werden durch schlechte Habitatbedingungen in Bereiche verdrängt, wo sie keinen Schutz vor Prädatoren finden. Ein erheblicher Populationsrückgang kann die Folge sein. Bezogen auf die Feldberger Seen bedeutet dies, dass der durch die Eutrophierung verursachte Sauerstoffmangel im Tiefenwasser *M. relicta* vermutlich in Gebiete mit geringerer Wassertiefe drängte, in denen sowohl hohe Temperaturen als auch ein

intensiver Prädationsdruck durch Fische die Population schädigen konnten. Außerdem kann davon ausgegangen werden, dass aufgrund des Sauerstoffdefizits im Hypolimnion auch alle Prädatoren in höhere Wasserschichten und flachere Bereiche des Sees auswichen und der Prädationsdruck auf *M. relicta* so zusätzlich verstärkt wurde.

In den letzten 20 Jahren hat sich die Wasserqualität der Feldberger Seen deutlich verbessert. Die Flächenbelastung mit Gesamtposphor im Breiten Luzin ging von  $0,4 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  in den 80er Jahren des vergangenen Jahrhunderts auf  $0,07 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  in den Jahren 2001-2002 zurück. Auch die Sauerstoffkonzentration im Hypolimnion nahm im Zeitraum von 1982 bis 2002 wieder zu (Abb. 4.1). Damit verbesserten sich die Habitatbedingungen für *M. relicta*, wodurch sich die vorhandene Population offensichtlich wieder vermehrt ausbreiten konnte. Durch die Restaurierung mit einer Kombination aus Tiefenwasserbelüftung und künstlicher Kalzitfällung verbesserte sich der trophische Zustand des Schmalen Luzins ebenfalls (DITTRICH & KOSCHEL 2002). Der mittlere jährliche Gesamtposphorgehalt der euphotischen Zone im Carwitzer Becken ging von  $30 \mu\text{g l}^{-1}$  vor der Restaurierung (1995) auf  $21 \mu\text{g l}^{-1}$  in der vorliegenden Untersuchung (2001/2002) zurück. Außerdem erhöhte sich der Sauerstoffgehalt des Hypolimnions wieder. Zunächst wurde durch die Tiefenwasserbelüftung im Jahr 1997 ein deutlicher Anstieg der Sauerstoffkonzentration erreicht (Abb. 4.2). In den nachfolgenden Jahren sank der Sauerstoffgehalt des Hypolimnions wieder ab, wies aber höhere Werte auf als im Zeitraum vor der Seenrestauration. Nur die tiefsten Bereiche des Carwitzer Beckens unterhalb von 30 m waren im Herbst 2002 anoxisch. Daher konnte sich die *M. relicta*-Population im Schmalen Luzin erneut ausbreiten. Diese Wiederverbreitung der Art könnte entweder durch den Anstieg einer im Schmalen Luzin erhaltenen Restpopulation erfolgt sein, oder durch Einwanderung aus dem Breiten Luzin. Die nördlichen Bereiche des Schmalen Luzins wurden allerdings von *M. relicta* gemieden, was durch schlechtere Habitatbedingungen begründet werden könnte. Zum einen war die TP-Belastung hier etwas höher, zum anderen waren die Sauerstoffwerte in der Wassersäule geringer als im südlichen Teil des Sees. So lag die obere Grenze der anoxischen Zone im Mittelbecken am Ende der Sommerstagnation schon bei 25 m. Für eine genaue Interpretation sind jedoch weitere Untersuchungen nötig. Trotzdem ist es eher unwahrscheinlich, dass *M. relicta* vom Breiten Luzin her mehrere Kilometer durch Regionen, in denen die Art nicht nachweisbar war, bis in den südlichen Bereich des Sees einwanderte. Vielmehr scheint es, dass ein kleiner Teil der Population im Südteil des Schmalen Luzins überlebte und sich dort nach Verbesserung der Wasserqualität erneut ausbreiten konnte. Die trophischen Bedingungen im Zansen verbesserten sich ebenfalls. Gegen Ende der Sommerstagnation 2002 waren im Tiefenbereich

wieder geringe Sauerstoffkonzentrationen nachweisbar, während 1980 unterhalb von 35 m anoxische Verhältnisse vorlagen (Abb. 4.3). Diesen verbesserten Habitatbedingungen folgte offensichtlich ein Wachstum der *M. relicta*-Population. Die Meidung der nordöstlichen Gewässerbereiche durch *M. relicta* kann auch hier eine Ursache in verminderter Habitatqualität haben, denn dieses Gebiet des Zansens ist durch den Einfluss eines benachbarten, eutrophen Sees geprägt, des Wootzens.

Unlängst gelang ein Nachweis der Art durch Tauchgänge auch wieder im Tollensesee bei Neubrandenburg (ZETTLER 2002). Damit sind derzeit wieder vier von ursprünglich fünf Gewässern in Deutschland von *M. relicta* besiedelt.

Die Größe der *M. relicta*-Population im Breiten Luzin ist vergleichbar mit natürlich reproduzierenden Beständen anderer Seen, in denen die Abundanzaufnahme auch mit nächtlichen, vertikalen Netzfängen durchgeführt wurde (Tab 4.1). Der trophische Status dieser von *M. relicta* besiedelten Gewässer war oligotroph bis eutroph. (Tab. 4.2).

Tabelle 4.1 Abundanz (Ind. m<sup>-2</sup>) von *Mysis relicta* in Seen mit natürlich vorkommender Population, erfasst mit vertikalen Netzzügen in verschiedenen Untersuchungszeiträumen und Wassertiefen.

See	Zeitraum	Fangtiefe [m]	Abundanz [Ind. m <sup>-2</sup> ]	Referenz
Michigan	2000	0-45 0-110	Ø 35 Ø 107	POTHOVEN et al. 2004
Michigan	1995, 1996, 1998	0-45 0-110	Ø 41-168 Ø 210-373	POTHOVEN et al. 2000
Michigan	1985-1989	0-100	25-645 Ø 110	LEHMAN et al. 1990
Michigan	1975-1976	0-50	54-1019 Ø 466	GROSSNICKLE & MORGAN 1979
Ontario	1984-1987	0-125	Ø 217-602	JOHANNSSON 1992
Hiidenvesi	1999	0-28	10-183	HORPPILA et al. 2003

Die Abundanz von *M. relicta* war allerdings im oligotrophen Lake Michigan und im mesotrophen Lake Ontario höher als im eutrophen Lake Hiidenvesi. Damit wird auch hier der Einfluss der Wasserqualität auf die Populationsgröße der Art deutlich. Besonders die Sauerstoffwerte unterstreichen die ungünstigeren Lebensbedingungen für *M. relicta* im eutrophen Hiidenvesi. Am Ende der Sommerstagnation betrug hier der Sauerstoffgehalt im Hypolimnion weniger als 3 mg l<sup>-1</sup>, am Gewässergrund sogar weniger als 1 mg l<sup>-1</sup> (MALINEN et al. 2001). Dagegen lag die geringste Sauerstoffkonzentration im Hypolimnion des Lake Michigan bei 5,8 mg l<sup>-1</sup>, während als Maximum Werte >13 mg l<sup>-1</sup> ermittelt wurden (BEETON & MOFFETT 1964). Vielmehr überschritt die Sauerstoffsättigung nahezu im gesamten

Hypolimnion den Bereich von 80-90 % (BEETON & CHANDLER 1963, BEETON & MOFFETT 1964). Auch im Lake Ontario waren die Verhältnisse mit einem Sauerstoffgehalt von 12-14 mg l<sup>-1</sup> im Hypolimnion (BOYD 1980) ähnlich.

Tabelle 4.2 Physikalisch-chemische Parameter verschiedener Seetypen mit einem Vorkommen von *M. relicta*. Temperatur (T), Gesamtphosphor (TP) und Chlorophyll *a* (Chl *a*) sind als Mittelwert des Epilimnions dargestellt oder als durchschnittliche Spannbreite verschiedener Probestellen. Der Sauerstoffgehalt (O<sub>2</sub>) bezieht sich auf Einzelmessungen im Hypolimnion und ist als Spannbreite mehrerer Monate oder Jahre angegeben.

See	Jahr/ Monat	T [°C]	TP [µg l <sup>-1</sup> ]	Chl <i>a</i> [µg l <sup>-1</sup> ]	Secchi [m]	O <sub>2</sub> [mg l <sup>-1</sup> ]	Typ	Referenz
Michigan	1994-1995/ 04-10	11,4- 13,1	4,7-4,9	--	--	--	oligotroph	CARRICK et al. 2001
Michigan	1954-1955, 1960-1961	--	--	--	--	5,8-13	oligotroph	BEETON & MOFFETT 1964
Ontario	1995-1997/ 05-10	9-21	9-12	1-2	5-7	--	mesotroph	HALL et al. 2003, GRAY et al. 1994
Ontario	1996/ 04-05	2,9	8,7	1,5	--	--	mesotroph	MILLARD et al. 2004
Ontario	1990/ 05	7,1	12,9	4,5	--	--	mesotroph	MILLARD et al. 2004
Ontario	1981-1986/ 07-10	15- 21	--	--	--	--	mesotroph	JOHANNSSON & O'GORMAN 1991
Ontario	1972/ 07-10	11- 20	--	--	--	12-14	mesotroph	BOYD 1980
Hiidenvesi	1999/ 05-10	10- 20	49	--	0,9	--	eutroph	HORPPILA et al. 2003
Hiidenvesi	1999/ 10	14	--	--	--	< 3	eutroph	MALINEN et al. 2001

#### 4.1.2 Räumlich-zeitliche Verteilung von *Mysis relicta*

Die räumliche Verteilung von *M. relicta* im Lake Ontario zeigte ein saisonal unterschiedliches Muster auf (JOHANNSSON 1992, 1995). Dabei war die Population im Herbst überwiegend homogen im Gewässer verbreitet, während im Frühjahr starke räumliche Unterschiede in der Abundanz auftraten. Unabhängig davon korrelierte aber eine zunehmende Abundanz von *M. relicta* generell mit steigender Wassertiefe von 20 bis 100 m. Dies kann für die Population im Breiten Luzin nicht bestätigt werden. Obwohl in der vorliegenden Arbeit keine Probenahme über einen Tiefengradienten stattfand, wird deutlich, dass die Dichte von *M. relicta* nicht mit zunehmender Gewässertiefe anstieg. Über den Untersuchungszeitraum hinweg waren die Individuendichten am tiefsten Punkt des Sees grundsätzlich geringer als an den übrigen Probestellen (Abb. 3.4, Kapitel 3.1.2.1). Dieses Verteilungsmuster schien durch eine geringe Sauerstoffkonzentration im Tiefenwasser in den Monaten August bis Dezember verursacht zu werden. In dieser Zeit sanken die Sauerstoffwerte unterhalb einer Wassertiefe von 40 m auf

weniger als  $1 \text{ mg l}^{-1}$ . Damit wurde der für *M. relicta* kritische Sauerstoffgehalt von  $> 1\text{-}1,4 \text{ mg l}^{-1}$  (THIENEMANN 1925, SHERMAN et al. 1987) unterschritten.

Die auffälligste räumliche und zeitliche Veränderung der Populationsverteilung von *M. relicta* im Breiten Luzin war die diurnale Vertikalwanderung. Entsprechendes konnten LEHMAN et al. (1990) auch für den Lake Michigan zeigen. In der vorliegenden Arbeit konnten mittels vertikaler Netzzüge tagsüber keine Tiere in der Wassersäule nachgewiesen werden. Dagegen waren sie nachts dort weiträumig verteilt (Abb. 3.5, Kapitel 3.1.2.1). Die Tiere hielten sich demnach tagsüber vorwiegend direkt am Gewässergrund auf, von wo sie nachts in das Pelagial aufstiegen. Diese Ergebnisse decken sich mit Beobachtungen von Taucheinsätzen im Breiten Luzin. Bei diesen konnte die Population von *M. relicta* tagsüber direkt auf dem Sediment nachgewiesen werden, während sie sich nachts ausschließlich in der Wassersäule aufhielt (WATERSTRAAT et al. 2005). Die Vertikalwanderung von *M. relicta* kann durch hohe Temperaturen oberhalb der Thermoklinen im Sommer und Herbst begrenzt werden, weil die kaltstenotherme Art normalerweise warmes Oberflächenwasser meidet (BEETON 1960). Bei Temperaturen über  $13^\circ\text{C}$  steigt ihre Mortalitätsrate schnell an (DEGRAEVE & REYNOLDS 1975). Daher konzentrieren sich die Tiere während der Nacht oft im Bereich direkt unterhalb der Thermoklinen (BEETON 1960, BEETON & BOWERS 1982). Auch WATERSTRAAT et al. (2005) haben mit horizontalen Netzfängen zumindest im Juli eine erhöhte Individuendichte unmittelbar unterhalb der Sprungschicht im Breiten Luzin bestimmt. In der vorliegenden Untersuchung wurde mit vertikalen Netzzügen die Population von *M. relicta* im Juli zu größeren Anteilen und im Oktober mit geringerer Abundanz im oberen Tiefenhorizont (0-10 m) nachgewiesen. Der Hauptgradient der Thermoklinen befand sich zum Fangzeitpunkt im Juli zwischen 7 und 8 m Wassertiefe, im Oktober zwischen 9 und 10 m. Demzufolge kann der ermittelte Anteil von *M. relicta* im oberen Tiefenhorizont auch durch eine Ansammlung der Tiere direkt unterhalb der Sprungschicht herrühren. Dies schließt jedoch nicht aus, dass vereinzelte Exemplare auch temporär in die wärmeren Wasserschichten des Epilimnions einwanderten. Letzteres konnte von BEETON (1960) in den Great Lakes nachgewiesen werden, wodurch eine kurzzeitige Toleranz höherer Temperaturen verdeutlicht wurde. Letztendlich wäre bei der Probenahme im Breiten Luzin aber eine feinere Aufteilung der Tiefenstufen nötig gewesen, um detailliertere Auskünfte über die Populationsverteilung besonders im Bereich unmittelbar ober- und unterhalb der Thermoklinen geben zu können. Die Ausbreitung der Art im Hypolimnion war bezüglich der thermischen Bedingungen nicht begrenzt, denn dort herrschten das ganze Jahr über Temperaturen von  $4\text{-}6^\circ\text{C}$  vor. Da im Juli größere Anteile der Population zwischen 0 und 10 m Wassertiefe gefangen wurden, lag damit



der Populationsschwerpunkt in einem höheren Tiefenhorizont als im April und Oktober. Die Unterschiede in der Tiefenverteilung waren zwar zu undeutlich, als dass sie statistisch belegt werden konnten, dennoch können diese mit der Nahrungsverfügbarkeit zusammenhängen. Im Juli war das Zooplankton überwiegend in den oberflächennahen und phytoplanktonreichen Wasserschichten konzentriert, während im Herbst vor allem Cladocera und Rotatoria auch auf tiefere Bereiche in der Wassersäule verteilt waren (Abb. 3.15, Kapitel 3.1.4).

#### 4.1.3 Populationsökologie von *Mysis relicta*

Anhand der Längenhäufigkeitsverteilung von *M. relicta* im Breiten Luzin kann auf eine Reproduktion über das ganze Jahr hin geschlossen werden. Dabei lag jedoch die Hauptzeit des Auftretens der Juvenilen im Frühsommer (Abb. 3.6, Kapitel 3.1.2.1). Das erneute Vorkommen von Juvenilen im November 2001 und Oktober 2002 und der damit verbundene leichte Populationsanstieg (Abb. 3.2, Kapitel 3.1.2.1) kann ein Hinweis auf eine zweite Brut einiger Weibchen sein. Dies konnten MORGAN & BEETON (1978) für *M. relicta* im Lake Michigan bestätigen. Dort konnte anhand der Längen-Häufigkeitsverteilung der Population ebenfalls von erfolgreicher Reproduktion während des gesamten Jahres ausgegangen werden (MORGAN & BEETON 1978, POTHOVEN et al. 2000). Der Anteil an Juvenilen nahm dabei besonders im Frühjahr und Spätsommer zu. In einigen Fällen traten aber im Herbst und Winter erneut Juvenile auf. Im Lake Ontario konnten eiertragende Weibchen ab Oktober nachgewiesen werden. Die Jungtiere wurden im folgenden Frühjahr zwischen Februar und Juni freigesetzt (JOHANSSON 1992). Die Längen-Häufigkeitsverteilung im Lake Ontario zeigte mindestens zwei Kohorten im April. Dabei maßen die gerade aus dem Marsupium freigelassenen Juvenilen 4,5 mm, während die einjährigen Tiere 11-14 mm lang waren (JOHANSSON 1992). Die Kohorte der neu hinzugekommenen Jungtiere konnte bis zum Oktober verfolgt werden. Zu diesem Zeitpunkt betrug ihre Körperlänge 10 mm. Diese Größenangaben stimmen weitestgehend mit den Körperlängen der einzelnen Kohorten im Breiten Luzin überein. Damit wird ein ähnliches Wachstum der beiden Populationen deutlich. Auch der Vergleich der Längen-Gewichts-Beziehungen verschiedener Populationen von *M. relicta* deutet auf übereinstimmende Wachstumsraten hin. Bei gleicher Körperlänge erreichten adulte Individuen im Breiten Luzin ein ähnliches Körpergewicht wie im Lake Ontario (SHEA & MAKAREWICZ 1989, JOHANSSON 1995) und Lake Mjøsa (KJELLBERG et al. 1991).

Im Breiten Luzin erschien die Populationsstärke im Winter und Frühjahr in allen Größenbereichen zu gering, um das vermehrte und plötzliche Auftreten von Adulten im Frühsommer zu erklären (Abb. 3.2, Kapitel 3.1.2.1). Die schnelle Entwicklung der ersten Juvenilen des Jahres 2002 in das Adultstadium scheidet wegen der Kürze der Zeit als Ursache

aus. Andere Erklärungsmöglichkeiten bestehen in saisonal unterschiedlichen vertikalen und horizontalen Verteilungsmustern. So könnte während der Wintermonate ein vermehrter Aufenthalt adulter Tiere am Gewässergrund oder eine inhomogenere Verteilung im Gewässer zu einer fehlerhaften Abundanzbestimmung anhand der vertikalen Netzzüge geführt haben. Diese Annahmen werden durch die Ergebnisse der Untersuchung zur Vertikalverteilung im April unterstützt (Abb. 3.5, Kapitel 3.1.2.1). Dort konnte nur eine geringe Individuenzahl im Bereich von 10-25 m Wassertiefe bestimmt werden, wohingegen *M. relicta* in allen anderen Tiefenstufen nicht nachzuweisen war. Im Lake Ontario wurde ebenfalls eine starke Heterogenität bezüglich der räumlichen Verteilung von *M. relicta* registriert. Dafür waren hauptsächlich starke hypolimnische Strömungen verantwortlich (JOHANNSSON 1995). Außerdem sind saisonal bedingte horizontale Wanderungen bekannt, die mit dem Reproduktionsverhalten der Tiere zusammenhängen. Dabei wandern die Adulten im Frühjahr in das Litoral ein und begeben sich erst nach dem Entlassen der Juvenilen aus dem Marsupium wieder ins Pelagial zurück (MOEN & LANGELAND 1989). Die Juvenilen besiedeln zuerst nur flache, benthische Habitate, begeben sich aber mit zunehmendem Größenwachstum ebenfalls in tiefere Regionen (MOEN & LANGELAND 1989). Letztendlich kann die Fangrate und Größenstruktur aber auch durch die unterschiedliche Verteilung verschiedener Größen- bzw. Altersgruppen beeinflusst werden (MORGAN & THRELKELD 1982).

Quantitative Bestandsaufnahmen von sehr mobilen und variabel verteilten Organismen, wie *M. relicta*, können stark fehlerbehaftet sein. In einer vergleichenden Studie konnte allerdings gezeigt werden, dass vertikale Netzzüge während der nächtlichen Aufwärtswanderung von *M. relicta* die geeignetste Methode zur Abundanzbestimmung darstellen. SHEA & MAKAREWICZ (1989) verglichen nächtliche Bestandsaufnahmen vertikaler Netzzüge mit gleichzeitig durchgeführten benthischen Dredgenzügen und stellten fest, dass sich nur 2-5 % der *M. relicta*-Population im Lake Ontario am Gewässergrund aufhielten. GROSSNICKLE & MORGAN (1979) und BAGGE et al. (1996) verdeutlichten ebenfalls, dass nächtliche, vertikale Netzzüge in der Wassersäule die besten Ergebnisse hinsichtlich der Populationsabschätzung von *M. relicta* lieferten. Somit kann davon ausgegangen werden, dass auch die Individuendichte der Population im Breiten Luzin mit dieser Methode am exaktesten ermittelt wurde.

Insgesamt wird durch diese Studie und den Vergleich mit ähnlichen Arbeiten deutlich, dass die Populationsdynamik von *M. relicta* sehr komplex ist. Die große Variabilität hebt hervor, dass Langzeituntersuchungen notwendig sind, um die Populationsdynamik der Art in einem Gewässer adäquat zu charakterisieren.

#### 4.1.4 Räumlich-zeitliche Verteilung von *Coregonus albula*

Die Ergebnisse der Netzfänge, die zur Analyse der räumlich-zeitlichen Verteilung von *C. albula* herangezogen wurden, zeigten ein saisonal unabhängiges Verteilungsmuster der Art. Mit den Schleppnetzen wurden nachts generell mehr Individuen in 20 bzw. 25 m Tiefe gefangen als am Tag. Dies entspricht der grundsätzlichen Verteilungsstruktur der Art, die sich tagsüber vorwiegend in großen Tiefen und in Bodennähe aufhält und nachts in höhere Wasserschichten des Pelagials aufsteigt (JURVELIUS 1991, SYDÄNOJA et al. 1995, MEHNER et al. 1999). Auch mit den Kiemennetzen konnten nachts überwiegend höhere Fangzahlen erreicht werden als am Tag. Bei den Fängen im Epilimnion ergaben sich allerdings Abweichungen in den Monaten Juli und Oktober. Dort wurden entgegen der generell angenommenen Verteilung mehr Fische am Tag als in der Nacht gefangen. Das zeigt, dass zwar große Anteil der Population von *C. albula* dem grundsätzlichen Verteilungsmuster folgen, es aber im Einzelnen auch Abweichungen von diesem Verhalten geben kann. Bestärkt wird dies auch durch die am Tag nachgewiesene Gleichverteilung von *C. albula* in allen Fangtiefen. Nach dem für andere *C. albula*-Populationen beschriebenen Aufenthaltsmuster (JURVELIUS 1991, SYDÄNOJA et al. 1995, MEHNER et al. 1999) wäre tagsüber eine Konzentration der Fische in tieferen Horizonten zu erwarten.

Im April fielen die Fänge der Kiemennetze generell größer aus als in den übrigen Monaten (Abb. 3.11, Kapitel 3.1.3). Außerdem wurden auch nachts vermehrt Tiere in 3 m Tiefe gefangen. Das deutet auf eine weiträumigere Verbreitung der Tiere zum Zeitpunkt der Vollzirkulation hin als während der thermischen Schichtung im Juli und Oktober. Im Sommer und Herbst hielt sich der Hauptanteil der Population nachts überwiegend unterhalb der Sprungschicht auf. In der Regel vermeiden adulte Individuen von *C. albula* Temperaturen über 18 °C (HAMRIN 1986). Der Populationsschwerpunkt der Art befindet sich demzufolge meist im Hypolimnion (DEMBINSKI 1971, ANWAND et al. 2003). Dagegen spricht allerdings der während der Tagstunden im Juli erhöhte Fanganteil im Epilimnion (Abb. 3.11, Kapitel 3.1.3). Dies zeigt auf, dass die Tiere zumindest kurzzeitig auch in oberflächennahe und warme Wasserschichten einwandern. Vermutlich spielt dabei das bessere Zooplanktonangebot im Epilimnion eine Rolle.

#### 4.1.5 Bestandsgröße von *Coregonus albula*

Die ermittelte Abundanz und Biomasse für *C. albula* im Breiten Luzin liegt im Bereich von Angaben anderer deutscher Bestände, welche ebenfalls mittels hydroakustischer Methoden bestimmt wurden (SCHULTZ 1992, MEHNER & SCHULZ 2002). Allerdings schienen Abundanz und Biomasse der Population des Breiten Luzins im Juli, verglichen mit den anderen

Monaten, geringer zu sein. Dabei wäre hier ein Populationsanstieg durch das Hinzukommen der Jungfische und das Wachstum der gesamten Population zu erwarten gewesen. Zyklische Fluktuationen mit hoher Biomasse im Sommer und geringerer Biomasse im Frühjahr und Herbst sind auch aus anderen Untersuchungen bekannt, bei denen hydroakustische Methoden zum Einsatz kamen (APPENZELLER 1998, MEHNER & SCHULZ 2002). In der vorliegenden Untersuchung traten allerdings im Juli methodische Probleme auf, die zwar korrigiert wurden, aber eventuell doch zu einer Fehleinschätzung der Abundanz von *C. albula* führten.

Der Breite Luzin ist für das Vorkommen von zwei sympatrischen Populationen von *Coregonus* bekannt, der herbstlaichenden Art *C. albula* und der frühjahrslaichenden Art *C. lucinensis* (THIENEMANN 1933, WATERSTRAAT 1990, SCHULZ & FREYHOF 2003, SCHULZ et al. 2006). Neben der unterschiedlichen Laichzeit sind auch einige morphologische Merkmale zur Unterscheidung beider Arten genannt worden, die jedoch oft Überlappungen aufzeigten (THIENEMANN 1933, WATERSTRAAT 1990). In neueren Untersuchungen konnte jedoch anhand genetischer und morphologischer Kriterien der Artstatus für *C. lucinensis* bestätigt werden (SCHULZ & FREYHOF 2003, SCHULZ et al. 2006). Die gefundenen Unterscheidungsmerkmale standen allerdings zum Zeitpunkt der vorliegenden Untersuchung noch nicht zur Verfügung und die gefangenen Tiere konnten deshalb nicht eindeutig einer Art zugeordnet werden. Deswegen wurde hier auf die Differenzierung beider Arten verzichtet. Anhand der Laichreife der Fische in Frühjahrs- und Herbstfängen aus dem Breiten Luzin wurde jedoch von WATERSTRAAT et al. (2003) der Anteil von *C. lucinensis* am Gesamtbestand der Population von *Coregonus* auf ca. 5 % geschätzt. Es ist davon auszugehen, dass der Anteil an *C. lucinensis* am Gesamtfang auch in der vorliegenden Arbeit in dieser geringen Größenordnung lag. Deshalb wurde hier bei der Bestimmung von Abundanz und Biomasse der Population von *C. albula* der Anteil von *C. lucinensis* nicht berücksichtigt.

#### **4.1.6 Führte die Verbesserung des trophischen Zustands der Feldberger Seen zu einer Wiederausbreitung der Population von *Mysis relicta*?**

Mit der vorliegenden Arbeit gelang ein Nachweis von *M. relicta* in allen drei untersuchten Gewässern. *M. relicta* ist damit weiträumiger im Feldberger Seengebiet verbreitet als in den 80er Jahren des vergangenen Jahrhunderts. Neben dem Breiten Luzin und dem Zansen wurde auch der Schmale Luzin wieder von der Art besiedelt. Die Populationen dieser Seen wiesen teilweise hohe Abundanzen auf, die mit den Dichten natürlich vorkommender Bestände in anderen Gewässern vergleichbar sind. Im Breiten Luzin zeigte sich ein gut entwickelter Bestand mit typischen Abundanzschwankungen im Jahresverlauf. Die Wiederausbreitung und der Populationsanstieg von *M. relicta* sind auf die positiven Veränderungen der trophischen

Verhältnisse der Gewässer zurückzuführen. Besonders die verbesserten Sauerstoffverhältnisse hatten einen entscheidenden Einfluss auf die Ausbreitung von *M. relicta*. Ein Großteil der aufgrund von Sauerstoffmangel zuvor nicht mehr nutzbaren Bereiche im Tiefenwasser wies gegenwärtig wieder höhere Sauerstoffkonzentrationen auf und war dadurch für *M. relicta* wieder zugänglich. Die Habitatbedingungen waren damit deutlich verbessert und führten zu einer Zunahme der Abundanz sowie einer weiträumigeren Verbreitung von *M. relicta*.

#### **4.1.7 Kommt es aufgrund gleichartiger Verteilungsmuster von *Mysis relicta* und *Coregonus albula* zu großen räumlichen Überlappungen der Populationen?**

Der Vergleich der räumlich-zeitlichen Verteilung von *M. relicta* und *C. albula* im Breiten Luzin zeigt parallele Muster auf. Besonders nachts hielten sich beide Arten überwiegend in den gleichen Tiefenhorizonten der Wassersäule auf. Zum Teil konnte *C. albula* jedoch in 3 m Wassertiefe gefangen werden. Damit hält sich die Art zumindest temporär auch oberhalb der Thermoklinen auf. Letzteres wird in Bezug auf *M. relicta* ebenfalls vermutet, konnte aber durch die vorliegende Untersuchung nicht nachgewiesen werden. Tagsüber wichen die Verteilungsmuster beider Arten stärker voneinander ab. Die Population von *M. relicta* hielt sich hier überwiegend am Gewässergrund auf. Im Wesentlichen traf dies auch für *C. albula* zu. Abweichend davon kam die Art jedoch mit geringerer Abundanz auch in allen drei untersuchten Tiefenhorizonten des Pelagials vor. Insgesamt resultierte die überwiegend gemeinsame Habitatnutzung in einer starken räumlichen Überlappung beider Populationen.

## **4.2 Trophische Interaktionen im Nahrungsnetz**

### **4.2.1 Nahrungswahlverhalten von *Mysis relicta* im Breiten Luzin**

Die Mundwerkzeuge von *M. relicta* sind sowohl für die aktive Nahrungsaufnahme durch Fangen und Zerkleinern der Beute ausgelegt als auch für die Filtration der Nahrungspartikel aus dem Wasser (GROSSNICKLE 1982). Die maximale Partikelgröße, die von *M. relicta* aufgenommen werden kann, ist demnach relativ groß, da die Nahrung durch Beißwerkzeuge zerkleinert werden kann (MAUCHLINE 1980). Die minimal aufnehmbare Partikelgröße wird jedoch durch den Filterapparat bestimmt, der aus den Filterborsten am proximalen Enditen der zweiten Maxille besteht (KAESTNER 1959). Die Abstände der Filterborsten liegen, in Abhängigkeit von der Körpergröße der Tiere, zwischen 2,5-7,5  $\mu\text{m}$  (LENTZ 2004). Somit können Partikel ab dem Größenbereich des Nanoplanktons (2-30  $\mu\text{m}$ ) von *M. relicta* zurückgehalten und aufgenommen werden.

*M. relicta* ist im Breiten Luzin opportunistisch omnivor und stellt sowohl einen Primär- als auch Sekundärkonsumenten dar. Dieses Ernährungsverhalten ist auch von Populationen der

Art aus anderen Seen bekannt. Dort wurden als tierische Bestandteile hauptsächlich calanoide, cyclopoide und harpacticoide Copepoda, Amphipoda, Ostracoda, Cladocera, Rotatoria, Larven der Chironomidae sowie Protozoa in der Nahrung gefunden. Beim Phytoplankton wurden Vertreter der Diatomophyceae, Dinophyceae, Chlorophyceae und Cyanophyceae identifiziert (LASENBY & LANGFORD 1973, GROSSNICKLE 1979, BOWERS & VANDERPLOEG 1982, GROSSNICKLE 1982, WATERSTRAAT 1988, ARNDT et al. 1989, VIHHERLUOTO et al. 2000, JOHANNSSON et al. 2001). Daneben wurde auch Detritus in Därmen von *M. relicta* gefunden (LASENBY & LANGFORD 1973, VIHHERLUOTO et al. 2000). Bei den Untersuchungen zur Nahrungsaufnahme von *M. relicta* konnte überwiegend eine Abhängigkeit der Ernährung von der jeweiligen Dichte der Nahrungsorganismen festgestellt werden (FOLT et al. 1982, VIHHERLUOTO 2001, JOHANNSSON et al. 2001). Auch in der vorliegenden Arbeit war eine Übereinstimmung zwischen der Variation in der Nahrungszusammensetzung von *M. relicta* und den saisonalen Abundanzschwankungen der Planktongemeinschaft zu erkennen. So konnten Cladocera hauptsächlich im Sommer in den Därmen gefunden werden, als ihre Abundanz im Breiten Luzin am höchsten war. Im Gegensatz dazu war der Anteil an Copepoda und Rotatoria in der Nahrung über das Jahr hinweg relativ stabil, obwohl ihre Abundanz im Pelagial saisonal variierte. Allerdings handelt es sich hier auch um die beiden dominierenden Gruppen des Zooplanktons, die im Vergleich zu den Anderen immer hohe Abundanzen aufwiesen. Damit standen sie *M. relicta* als Beuteorganismen immer ausreichend zur Verfügung. Für das Phytoplankton ergaben sich ähnliche Zusammenhänge. Dabei variierten Bacillariophyceae in der Nahrung von *M. relicta* übereinstimmend mit ihrer Biomasseschwankung im See. So wurden diese zum Zeitpunkt ihres Biomassemaximums im Frühjahr verstärkt konsumiert. Die Chlorophyceae wiesen in den Därmen von *M. relicta* in allen drei Monaten ähnliche Anteile auf, was im Einklang mit ihrer relativ geringen Biomasseänderung im Gewässer stand. Die Cyanophyceae dominierten die Gemeinschaft des Phytoplanktons der euphotischen Zone zu allen untersuchten Zeitpunkten (Abb. 3.17, Kapitel 3.1.4) und wiesen besonders hohe Biomassen im Frühjahr und Herbst auf. Dagegen war ihr Anteil in der Nahrung von *M. relicta* jedoch relativ gering und zeigte keine saisonalen Unterschiede. Damit wurde der Großteil der vorhandenen Biomasse des Phytoplanktons von *M. relicta* nicht als Nahrungsquelle genutzt. Diese geringe Nutzung der Cyanophyceae kann verschiedene Ursachen haben. Aufgrund ihrer Morphologie können sich filamentöse Cyanophyceae in den Mundwerkzeugen von Mysidacea verfangen, was zu einer verminderten Nahrungsaufnahme führen kann (ENGSTRÖM et al. 2001). Zusätzlich können viele Arten Toxine produzieren (SIVONEN & JONES 1999), was auch für die dominante Art, *Planktothrix*

*rubescens*, im Breiten Luzin nachgewiesen ist (MBEDI et al. 2005). In Experimenten mit *M. mixta* führte ein Angebot toxischer Cyanophyceae zu verminderten Aufnahmeraten (ENGSTRÖM et al. 2001). Darüber hinaus weisen Cyanophyceae aufgrund eines Mangels an hochungesättigten Fettsäuren (AHLGREN et al. 1992) allgemein nur eine geringe Futterqualität auf (ARNOLD 1971, DEMOTT & MÜLLER-NAVARRA 1997, MÜLLER-NAVARRA et al. 2000), was ebenfalls zu einer verminderten Aufnahme durch *M. relicta* führen kann.

Die Ernährung von *M. relicta* spiegelt nicht nur die Nahrungsverfügbarkeit wider, da eine generelle Präferenz für bestimmte Beuteorganismen zu beobachten war. So wurden Cladocera wie *Daphnia* spp. und *Bosmina* spp. generell positiv selektiert. Die Nauplien der Copepoda wurden dagegen immer gemieden. Die selektive Aufnahme von Cladocera durch *M. relicta* ist auch aus anderen Untersuchungen bekannt (LANGELAND 1988, SPENCER et al. 1999). Ebenso wurden Nauplien der Copepoda nur vereinzelt konsumiert (LANGELAND 1988).

Die Nahrungswahl von *M. relicta* im Breiten Luzin zeigt ein Muster, das der „optimal foraging“ Theorie entspricht. Dabei wird davon ausgegangen, dass durch die Auswahl der jeweils besten Beute der Energiegewinn optimiert werden kann (LAMPERT & SOMMER 1999). So ist die Aufnahme von großen Beuteorganismen energetisch gesehen von Vorteil, solange diese eine bestimmte Konzentration nicht unterschreiten. Die Unterschreitung dieser Beutedichte führt zu einer verlängerten Suchzeit, wodurch die Kosten des Nahrungserwerbs größer werden als der letztendliche Energiegewinn. Daher ist es bei geringerer Dichte von großen Nahrungsorganismen vorteilhafter, kleinere und häufigere Beuteorganismen zu fressen oder zu einer unselektiven Nahrungsaufnahme überzugehen. Diese Theorie ist für Fische von WERNER & HALL (1974) belegt worden, für Zooplankton von DEMOTT (1988) und PLATH (1998). Unter Annahme einer ähnlichen Handhabungszeit verschiedener zooplanktischer Beuteorganismen erschien die Aufnahme der langsam flüchtenden Cladocera in der vorliegenden Arbeit eine energetische Optimierung beim Nahrungserwerb von *M. relicta* zu sein. *Daphnia* spp. und *Bosmina* spp. wurden von *M. relicta* immer positiv selektiert, obwohl die Copepoda grundsätzlich höhere Dichten aufwiesen. Die Copepoda mit einer hohen Fluchtgeschwindigkeit wurden hingegen nur dann positiv selektiert, wenn der Anteil an Cladocera in der Zooplanktongemeinschaft gering war. Trotzdem bildeten Copepoda bei *M. relicta* den dominierenden Bestandteil der Nahrung. Das deutet darauf hin, dass selbst die relativ hohen Dichten der Cladocera im Sommer nicht ausreichten, um eine alleinige Nahrungsquelle zu bilden. Dadurch lohnte sich energetisch eine zusätzlich Aufnahme der zwar schnell flüchtenden, aber sehr abundanten Copepoda.

#### 4.2.2 *In vitro* Filtration und Prädation von *Mysis relicta*

Die Konsumtionsraten von Organismen werden maßgeblich von der Dichte ihrer jeweiligen Nahrungsressource beeinflusst, was allgemein als funktionelle Reaktion bezeichnet wird (SOLOMON 1949). Nach HOLLING (1959) gibt es drei verschiedene Typen der funktionellen Reaktion (Abb. 4.4). Allen drei Typen ist eine Phase der ansteigenden Nahrungsaufnahme bei zunehmender Futterkonzentration gemeinsam. Außerdem stellt sich bei Erreichen einer bestimmten Beutedichte eine Sättigung ein (Incipient limiting level). Oberhalb dieses Schwellenwertes ist die Ingestion unabhängig vom Futterangebot (SOMMER 1994) und steigt nicht weiter an. Typ I, das sogenannte Blackman-Modell, geht von einem linearen Zusammenhang zwischen Konsumtionsrate und Ressourcendichte im limitierten Bereich aus und zeigt einen abrupten Übergang zum Grenzwert. Diese funktionelle Reaktion gilt generell bei kurzer Handhabungszeit der Beute. Bei Typ II, dem Michaelis-Menten-Modell, hat die Handhabungszeit der Beute einen entscheidenderen Einfluss auf die Ingestionsrate, wodurch der Übergang zum Grenzwert fließend ist. Modell III zeigt einen sigmoiden Verlauf. Die Konsumtionsrate nimmt zunächst nur langsam zu und erreicht dann ein Plateau. Von dort beginnt ein schneller Anstieg der Ingestion, die sich fließend dem maximalen Wert annähert. Ein solcher Verlauf ist zu erwarten, wenn der Prädator mit steigender Futterkonzentration die Beute effektiver fangen kann oder selektiv frisst und je nach deren Abundanz zwischen Beutearten wechselt (LAMPERT & SOMMER 1999). Die Filtrationsrate (clearance rate) gibt an, welches Wasservolumen pro Zeiteinheit partikelfrei gemacht wird (LAMPERT & SOMMER 1999). Auch hier ergeben sich in Abhängigkeit von der Ressourcenkonzentration bestimmte Zusammenhänge, die mit Sättigungskurven beschrieben werden können. Die Filtrationsrate ist bei Futterdichten unterhalb der Sättigungskonzentration maximal (SOMMER 1994), danach nimmt sie mit steigender Futterkonzentration ab.

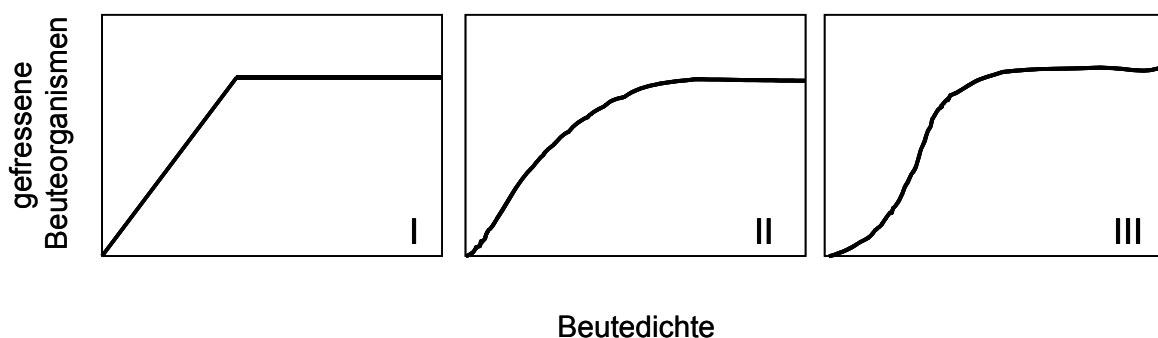


Abbildung 4.4 Modelle der Abhängigkeit der Nahrungsaufnahme von der Beutedichte. Die drei Typen der idealisierten funktionellen Reaktion von HOLLING (1959), nach LAMPERT & SOMMER (1999).



Der Kurvenverlauf der funktionellen Reaktion von *M. relict*a bei der Ingestion der zwei Algenarten entsprach dem Typ III von HOLLING (1959). Die Ingestion von *M. relict*a war damit bei geringer Futterdichte eingeschränkt, da die Suchzeit hier offensichtlich die Aufnahme der Beute maßgeblich beeinflusste. Erst ab einem bestimmten Schwellenwert der Algenkonzentration stiegen die Ingestionsraten mit zunehmender Phytoplanktondichte an. Hier war die Zeit für das Suchen der Beute nicht mehr relevant. Neben einer höheren Sättigungskonzentration waren auch die Ingestionsraten von *M. relict*a beim Angebot von *C. meneghiniana* höher als bei dem von *S. obliquus*. Dabei war *C. meneghiniana* mit einem Volumen von  $465 \pm 183 \mu\text{m}^3$  mehr als doppelt so groß wie *S. obliquus*, die ein Volumen von  $207 \pm 87 \mu\text{m}^3$  aufwies (LENTZ 2004). Dies deckt sich mit Ergebnissen anderer Studien, in denen größere Nahrungspartikel in der Regel bevorzugt und auch effizienter aufgenommen wurden als kleinere (BOWERS & GROSSNICKLE 1978, LINDÉN & KUOSA 2004).

Die Filtrationsraten von *M. relict*a zeigten bei Fütterung mit *C. meneghiniana* eine nur leichte Abnahme bei steigender Ressourcendichte oberhalb der Sättigungskonzentration. Bei *S. obliquus* hatte die Futterdichte keinen Einfluss auf die Filtrationsrate von *M. relict*a. Vermutlich war bei den hier verwendeten Futterkonzentrationen durch das geringere Volumen der Zellen von *S. obliquus* die Handhabungszeit der Nahrung unbedeutend für die Filtrationsrate. Möglicherweise wird eine Abnahme der Filtrationsrate dadurch erst bei wesentlich höheren Algendichten erreicht. Bei *C. meneghiniana* hingegen deuten die geringen Abnahmen der Filtrationsraten mit steigender Futterkonzentration auf einen Einfluss der Handhabungszeit hin. Zum einen weisen die Zellen ein größeres Volumen auf als die von *S. obliquus*, und zum andern werden die Schalen von Bacillariophyceae oft vor der Aufnahme noch mit den Mandibeln aufgebrochen (MAUCHLINE 1980). Beides kann Auswirkungen auf die Filtrationsraten von *M. relict*a haben. Die mittleren Filtrationsraten beider Algenarten zeigten jedoch keine Unterschiede. Da die Dichte von *C. meneghiniana* in den durchgeführten Versuchen höher war als die von *S. obliquus*, bedeutet das eine vermehrte Aufnahme von *C. meneghiniana* pro Zeiteinheit. Somit wird der bevorzugte und effizientere Konsum der größeren Phytoplanktonart auch bei Betrachtung der Filtrationsraten bestätigt.

Für die Prädationsraten von *M. relict*a bei Fütterung mit *D. magna* als einzige Beute ergab sich eine funktionelle Reaktion nach Typ II (HOLLING 1959). Bei den hier angebotenen Beutekonzentrationen war somit die Suchzeit gering und die Aufnahme der Beute wurde überwiegend von der Handhabungszeit beeinflusst. Da allerdings der Kurvenanstieg bei geringer Futterkonzentration relativ flach war, wurde die Variation der Daten durch das Fitten mit einem sigmoiden Modell am besten erklärt. Das deutet darauf hin, dass bei Beutedichten

unterhalb des hier verwendeten Bereichs die Suchzeit vermutlich einen entscheidenden Einfluss hat und es dadurch zu wesentlich geringeren Prädationsraten kommen kann. Bei der Fütterung von *M. relicta* mit *A. salina* als einziger Beute ergab sich hingegen ein Kurvenverlauf, der dem Typ III von HOLLING (1959) entspricht. Im Vergleich zur deutlich größeren *D. magna* hat hier offensichtlich die Suchzeit bei niedrigen Beutekonzentrationen einen entscheidenderen Einfluss. Generell konnte *M. relicta* jedoch mehr Kohlenstoff pro Zeiteinheit bei der Nutzung von *A. salina* ( $103 \mu\text{g C Ind.}^{-1} \text{h}^{-1}$ ) aufnehmen, als beim Konsum von *D. magna* ( $25 \mu\text{g C Ind.}^{-1} \text{h}^{-1}$ ). Damit war die Aufnahme von *A. salina* effizienter. Die geringe Such- und Handhabungszeit in Kombination mit hoher Dichte wog den Nachteil der relativ kleinen Beute im Vergleich zur größeren *D. magna* also auf.

Für die Filtrationsraten bei alleinigem Angebot von *D. magna* und *A. salina* ergab sich eine erwartete Abnahme mit steigender Beutekonzentration. Für *D. magna* als Beute war dabei zunächst im Bereich geringerer Beutekonzentrationen die Filtrationsrate gleichbleibend hoch. Bei Beutedichten oberhalb der bei den Ingestionsraten ermittelten Sättigungskonzentration von  $70 \text{ Ind. l}^{-1}$  kam es zu einer starken Abnahme der Filtrationsrate. Dies verdeutlicht, dass die Suchzeit bei hoher Beutedichte von geringerer Bedeutung für die Nahrungsaufnahme war und somit das pro Zeiteinheit partikelfrei gemachte Wasservolumen geringer war. Vielmehr bestimmte oberhalb der Sättigungskonzentration die Handhabung der Beute, also das Zerkleinern und die eigentliche Aufnahme, die Filtrationsraten maßgeblich und wurde so zum limitierenden Faktor. Bei geringeren Beutekonzentrationen hingegen nahm auch die Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens von Räuber und Beute ab. Dadurch erhöhte sich wiederum die Suchzeit, und die Filtrationsrate nahm zu, um eine ausreichende Nahrungszufuhr zu gewährleisten. Bei der Fütterung mit *A. salina* nahmen die Filtrationsraten schon bei geringeren Beutekonzentrationen exponentiell ab. Im Vergleich zu den Experimenten mit *D. magna* waren hier wesentlich höhere Futterdichten angeboten worden, da die Beuteorganismen entsprechend kleiner waren. Dadurch war das Zusammentreffen zwischen Prädator und Beute schon bei relativ geringen Beutekonzentrationen hoch, so dass die Suchzeit nicht relevant war und die Filtrationsraten schneller abnahmen.

Die Prädationsraten von *M. relicta* bei dem kombinierten Beuteangebot von *D. magna* und *A. salina* machten mögliche Reaktionen auf das Vorkommen unterschiedlicher Populationen von Beuteorganismen deutlich. Die maximalen Prädationsraten für *D. magna* wurden in beiden Versuchen nicht erreicht, obwohl die Konzentrationen der Art mit  $60 \text{ Ind. l}^{-1}$  bzw.  $80 \text{ Ind. l}^{-1}$  im Sättigungsbereich für die Prädation durch *M. relicta* lagen. Die Konzentration der alternativen Beute *A. salina* lag deutlich unter der entsprechenden Sättigungskonzentration für

die Art. Die Prädationsrate von *M. relict*a lag aber im gleichen Bereich wie in den Versuchen bei alleinigem Angebot von *A. salina* als Nahrung. Mit zunehmender Konzentration an *A. salina* stieg auch die Prädationsrate für die Art, gleichzeitig kam es aber zu einer Abnahme der Nutzung von *D. magna*. Offensichtlich war es für *M. relict*a energetisch günstiger, die kleinere, aber in höheren Dichten verfügbare Art aufzunehmen als in die längere Such- und Handhabungszeit für die große und energiereichere *D. magna* zu investieren. Somit schien sich *M. relict*a auch bei der *in vitro* Nahrungswahl nach dem Muster der „optimal foraging“ Theorie zu verhalten.

Das Angebot einer alternativen Beute hatte auch Auswirkungen auf die Filtrationsraten von *M. relict*a. So kam es mit steigender Beutedichte von *A. salina* zu einer exponentiellen Abnahme der Filtrationsraten für *D. magna*. Dabei gingen die Filtrationsraten auf sehr geringe Werte zurück, die bei den Versuchen mit *D. magna* als einzige Beute selbst bei höheren Konzentrationen nicht erreicht wurden. Die Filtrationsrate für *A. salina* nahm ebenfalls bei steigender Konzentration der Art ab. Diese Abnahme war allerdings wesentlich geringer als bei *D. magna* und lag in Bereichen, die auch bei den Versuchen mit derselben Art als einzige Nahrungsquelle erreicht wurden. Somit deuten die Kurvenverläufe der Filtrationsraten beider Beuteorganismen auf eine bevorzugte und vermehrte Nutzung von *A. salina* im Vergleich zu *D. magna* durch *M. relict*a hin.

Auch in anderen Fraßexperimenten mit einem Angebot unterschiedlicher zooplanktischer Beuteorganismen konnten für *M. relict*a teilweise ähnliche Filtrations- und Prädationsraten ermittelt werden wie in den Versuchen der vorliegenden Arbeit (Tab. 4.3). In Abhängigkeit von der Beuteart, der Beutedichte sowie vom Angebot alternativer Nahrungsorganismen ergaben sich jedoch auch größere Abweichungen von den hier bestimmten Filtrations- und Prädationsraten für *M. relict*a bei der Fütterung mit *D. magna* und *A. salina*.

Im Vergleich mit anderen Mysidacea erreichte *M. relict*a bei der Aufnahme von *D. magna* ähnliche Prädationsraten wie die etwas kleinere Art *Neomysis mercedis*, während für die größere *Mysis mixta* und die etwa gleichgroße *Praunus flexuosus* bei der Aufnahme von *Acartia* spp. höhere Prädationsraten ermittelt wurden (Tab. 4.4). Das Zooplankton erreichte beim Angebot von Ciliata ähnliche Prädationsraten wie die Mysidacea beim Angebot entsprechend größerer Beuteorganismen (Copepoda, Cladocera) (Tab. 4.4). Dagegen waren die Filtrationsraten des Zooplanktons ca. 100-1000fach geringer als die der Mysidacea. Bei der Aufnahme von Phytoplankton lagen die Filtrationsraten von *Daphnia pulicaria* jedoch im ähnlichen Bereich wie die von *M. relict*a.

# DISKUSSION

Tabelle 4.3 Filtrations (FR)- und Prädationsraten (PR) von *Mysis relicta* beim Angebot verschiedener Beutearten und Futterkonzentrationen.

Beuteorganismen	Futterdichte [Ind. l <sup>-1</sup> ]	FR [ml Ind. <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> ]	PR [Ind. Ind. <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> ]	Referenz
<i>Epischura nevadensis</i>	--	--	1,72	GROSSNICKLE 1982
<i>Diaptomus tyrelli</i>	--	--	0,44	
<i>Kellicottia longispina</i>	--	--	3,53	
<i>Diaptomus</i> spp.	25-100	--	1,5-5	
<i>Cyclops bicuspidatus</i>	25-100	--	2,5-7	
Cladocera	2,75 ± 0,31	870 ± 88	1,63 ± 0,25	BOWERS & VANDERPLOEG 1982
<i>Diaptomus</i> spp. Adulte	3,0 ± 0,21	40 ± 28	0,09 ± 0,06	
Copepodite	1,44 ± 0,16	113 ± 75	0,01 ± 0,01	
Cyclopoida Adulte	0,5 ± 0,03	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	
Copepodite	4,94 ± 0,14	339 ± 47	1,38 ± 0,14	
Nauplien	29,8 ± 1,2	294 ± 40	7,2 ± 1,0	
<i>Epischura nevadensis</i>	1-50	ca. 88-163	ca. 0,1-3,3	COOPER & GOLDMAN 1980
<i>Epischura nevadensis</i>	0,13-4,9	126,7 ± 33,8	--	
<i>Diaptomus tyrelli</i> Adulte	1,2-7,0	20,8 ± 34,6	--	
Copepodite	1,2-7,0	87,5 ± 36,3	--	
Nauplien	1,2-7,0	92,1 ± 31,7	--	

Tabelle 4.4 Filtrations (FR)- und Prädationsraten (PR) verschiedener planktivorer Organismen des Pelagials und Litorals beim Angebot unterschiedlicher Beutearten und Futterkonzentrationen.

Art	Nahrung	Futterdichte [Ind. l <sup>-1</sup> ]	FR [ml Ind. <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> ]	PR [Ind. Ind. <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> ]	Referenz
<i>Neomysis mercedis</i>	<i>Daphnia magna</i> groß klein	15-25	-- --	0,8 2,5	CHIGBU & SIBLEY 1994
<i>Mysis mixta</i> <i>Praunus flexuosus</i>	<i>Acartia</i> spp.	29,7	-- --	0,4-5,6 3,1-3,5	VIHERLUOTU & VIITASALO 2001
<i>Daphnia pulicaria</i>	<i>Chlamydomonas geitleri</i>	ca. 10 <sup>7</sup> -10 <sup>8</sup>	0,2-1,9	--	KASPRZAK et al. 1986
<i>Eudiaptomus graciloides</i> Adult Copepodite Nauplien <i>Daphnia</i> spp. Cyclopoida	Ciliata	100-8500	1,2 ± 0,3 0,9 ± 0,7 1,3 ± 0,8 0,3 ± 0,2 0,6 ± 0,3	3,6 ± 1,7 2,7 ± 1,1 2,9 ± 2,2 0,7 ± 0,5 2,6 ± 1,2	ADRIAN & SCHNEIDER- OLT 1999

In den Laborexperimenten erreichte *M. relicta* bei beiden angebotenen Phytoplanktonarten ihre maximalen Ingestionsraten erst bei Futterkonzentrationen, die weit über der natürlicherweise vorkommenden Biomasse des Phytoplanktons im Breiten Luzin lagen. Ähnliches konnte auch für die Prädationsraten von *M. relicta* beim Angebot der zooplanktischen Nahrungsorganismen gezeigt werden. Maximale Prädationsraten wurden erst bei Kohlenstoffkonzentrationen erreicht, die weit über der höchsten beobachteten Biomasse

von *Daphnia* spp. im Breiten Luzin lagen und selbst die maximale Biomasse des gesamten Zooplanktons im See deutlich überstiegen. Dies verdeutlicht, dass *M. relicta* im Breiten Luzin die maximalen Ingestions- bzw. Prädationsraten nicht erreichen kann.

Anhand der ermittelten funktionellen Reaktionskurven können die Ingestionsraten abgeleitet werden, die bei der vorhandenen Planktonbiomasse im Breiten Luzin theoretisch zu erwarten wären. Damit würde *M. relicta* im April bis  $0,4 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , im Juli bis  $12 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  und im Oktober bis  $8 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  Phytoplankton aufnehmen. Im April entspricht das bis zu 0,1 % und im Juli sowie im Oktober bis zu 2 % der täglichen Primärproduktion des Phytoplanktons. Das Zooplankton betrachtend können im April  $1 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , im Juli  $45 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  und im Oktober  $28 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  konsumiert werden. Dies entspricht 1 % der Tagesproduktion des Zooplanktons im April sowie jeweils 33 % derselben im Juli und Oktober. Mit diesen Aufnahmen kann allerdings der tägliche Energiebedarf der Population teilweise nicht gedeckt werden. Die für das Wachstum von *M. relicta* benötigte Energiemenge beträgt bei adulten Organismen im Lake Ontario und Lake Michigan  $1,2\text{-}3,7 \text{ cal Ind.}^{-1} \text{ d}^{-1}$  (JOHANSSON et al. 1994). Nach der Beziehung  $46 \text{ KJ} = 1 \text{ g C}$  für aquatische Invertebrata (SALONEN et al. 1976) entspricht das  $0,1\text{-}0,3 \text{ mg C Ind.}^{-1} \text{ d}^{-1}$ . Werden diese Parameter auch für *M. relicta* im Breiten Luzin angenommen, so liegt der Energiebedarf der Population im April bei  $0,6\text{-}1,8 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , im Juli bei  $18,9\text{-}56,6 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  und im Oktober bei  $13,3\text{-}40,0 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Das entspricht 0,1-0,3 % (April), 3,4-10,2 % (Juli) und 2,4-7,2 % (Oktober) der Primärproduktion des Phytoplanktons sowie 0,4-1,3 % (April), 3,5-10,6 % (Juli) und 15,8-47,6 % (Oktober) der täglichen Produktion des Zooplanktons. Folglich steht die täglich von *M. relicta* benötigte Energiemenge sowohl durch die Primärproduktion des Phytoplanktons als auch durch die Zooplanktonproduktion zur Verfügung. Um ihren Energiebedarf zu decken, muss *M. relicta* daher im natürlichen Habitat höhere Ingestionsraten erreichen als nach den funktionellen Reaktionskurven der Laborexperimente bei der verfügbaren Planktonbiomasse bestimmt wurden. *M. relicta* könnte aufgrund ihrer hohen Mobilität durchaus in der Lage sein, lokale Ansammlungen von Plankton mit hoher Dichte (patchy distribution) gezielt aufzusuchen. Unter dieser Annahme könnten maximierte Ingestionsraten auch im natürlichen Habitat erreicht werden. Bestätigt wird dies durch Resultate anderer Studien, in denen die Sättigungskonzentrationen der maximalen Ingestions- oder Prädationsraten von *Mysis* spp. in Experimenten ebenfalls deutlich über den natürlicherweise vorkommenden Dichten der jeweiligen Nahrungsorganismen im Freiland lagen (MOHAMMADIAN et al. 1997, VIHARLUOTO 2001).

Davon ausgehend, dass die in den Laborversuchen ermittelten maximalen Ingestions- bzw. Prädationsraten von *M. relicta* auch im Breiten Luzin erreicht werden können, würde die gesamte Population im April bis zu  $7 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , im Juli bis  $222 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  und im Oktober  $156 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  an Biomasse des Phytoplanktons aufnehmen. Dies entspricht im April 1 %, im Juli bis zu 40 % und im Oktober bis zu 28 % der täglichen Primärproduktion des Phytoplanktons. Entsprechend könnten im April bis zu  $14 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , im Juli bis zu  $466 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  und im Oktober bis zu  $329 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  Zooplankton konsumiert werden. Damit würde *M. relicta* im April bis zu 10 %, im Juli bis zu 87 % und im Oktober sogar 391 % der täglichen Zooplanktonproduktion konsumieren. Dadurch würde mehr als die benötigte Kohlenstoffmenge aufgenommen werden, so dass der Energiebedarf von *M. relicta* ausreichend gedeckt werden könnte. Die überschüssige Energie könnte für Zeiten mit geringem Nahrungsangebot oder erhöhtem Energiebedarf gespeichert werden. Allgemein ist die Speicherung von Reserven für tierische Organismen sehr wichtig, da sie in ihrer relativ langen Lebenszeit häufiger mit knappen Ressourcen konfrontiert werden und sie außerdem auf ein verbessertes Nahrungsangebot meist nicht unmittelbar mit einer erhöhten Reproduktionsstrategie reagieren können (LAMPERT & SOMMER 1999). Eine Speicherung von Energiereserven lässt sich bei *M. relicta* beispielsweise auch anhand der untersuchten Fettsäuren zeigen. Als Bestandteile der Lipide gelten Fettsäuren allgemein als die wichtigsten Energiespeicher im Körper (ARTS 1999). Die beobachteten zunehmenden spezifischen Fettsäuregehalte von *M. relicta* im Jahresverlauf (Kapitel 3.2.3 und 4.2.3) deuten daher darauf hin, dass Energiereserven für die Reproduktion und Überwinterung angelegt werden. Dies zeigt auch der generell mit dem Wachstum von *M. relicta* zunehmende Lipidgehalt (ADARE & LASENBY 1994). Es ist allerdings nicht davon auszugehen, dass *M. relicta* 24 Stunden mit maximaler Rate frisst. Außerdem sind hohe Dichten des Zoo- oder Phytoplanktons eher in den oberen Wasserschichten zu erwarten, welche von *M. relicta* nur während der Nacht aufgesucht werden. Selbst wenn *M. relicta* jedoch ausschließlich während der Nachtstunden mit maximaler Ingestionsrate ihre Nahrung konsumieren würde, könnte sie dadurch ihren Energiebedarf decken. Damit würde sie trotzdem im Herbst das 2-fache der täglichen Produktion des Zooplanktons aufnehmen. Insgesamt zeigt sich hiermit, dass *M. relicta* einen eher geringeren Einfluss auf das Phytoplankton hat, während sie auf das Zooplankton einen enormen Prädationsdruck ausüben kann.

Bei Übertragung der Filtrationsraten aus den Fraßexperimenten auf die Freilandsituation würde *M. relicta* bei den Phytoplanktondichten des Sees im April bis zu  $10 \text{ ml m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ , im Juli bis zu  $324 \text{ ml m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  und im Oktober bis zu  $229 \text{ ml m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  filtrieren. Entsprechend würden die

Filtrationsraten bei der vorhandenen Zooplanktondichte im Breiten Luzin 1,5 und 45 sowie 34 l m<sup>-3</sup> d<sup>-1</sup> betragen. Damit würden im April 0,003 mg C m<sup>-3</sup> d<sup>-1</sup>, im Juli 0,04 mg C m<sup>-3</sup> d<sup>-1</sup> und im Oktober 0,01 mg C m<sup>-3</sup> d<sup>-1</sup> der Phytoplanktonbiomasse und entsprechend 0,1 und 4,7 sowie 0,5 mg C m<sup>-3</sup> d<sup>-1</sup> der Biomasse des Zooplanktons konsumiert werden. Dadurch kann der Energiebedarf von *M. relicta* ebenfalls nicht gedeckt werden. Zur Aufnahme der benötigten Energiemenge müssten deutlich höhere Filtrationsraten erreicht werden. Die Planktondichten im Breiten Luzin lagen aber in einem Bereich, bei dem die Filtrationsraten von *M. relicta* nach den Ergebnissen der Laborexperimente bereits maximal waren. Unter Annahme, dass mit den maximalen Filtrationsraten auch das Höchstmaß der physiologischen Leistung erreicht ist, kann *M. relicta* die Filtrationsraten nicht wesentlich erhöhen. Dies spricht ebenfalls dafür, dass *M. relicta* Bereiche mit höherer Planktondichte aufsuchen muss, um ihren Energiebedarf decken zu können. Mit den ermittelten maximalen Filtrationsraten kann *M. relicta* pro Tag höchstens 45 l eines Kubikmeter Wassers filtrieren. Zusätzlich beträgt das Verhältnis von *M. relicta* zu Zooplankton in Bezug auf die Abundanz, die Biomasse und Produktion im Durchschnitt 0,004 %, 2,7 % und 0,1 % und ist damit nur gering. Auch die TTE zwischen *M. relicta*- und Zooplanktonproduktion lag im Mittel bei 0,1 %. Diese Betrachtungen lassen vermuten, dass *M. relicta* nur einen geringen Einfluss auf die Population des Zooplanktons hat. Dabei wird jedoch nicht berücksichtigt, dass *M. relicta* ein äußerst mobiler Organismus ist, der seine Beute aktiv jagen und selektiv aufnehmen kann. Der anhand der Ingestionsraten ermittelte Einfluss von *M. relicta* auf das Zooplankton charakterisiert daher die Verhältnisse im natürlichen Habitat adäquater.

Durch die Übertragung der Laborexperimente auf das natürliche Habitat kann der Einfluss von *M. relicta* als Konsument auf die Planktongemeinschaft quantifiziert werden. Es ist aber zu berücksichtigen, dass das Angebot von Monokulturen in Fraßversuchen erhöhte Ingestionsraten zur Folge haben kann (ENGSTRÖM et al. 2001). Zusätzlich kann die Nahrungsaufnahme bei ausgehungerten Individuen signifikant höher sein als bei solchen, die mehr oder weniger gesättigt sind (GOROKHOVA & HANSSON 1997). Die Verwendung von hungrigen Tieren in Fraßexperimenten kann deswegen zu einer Überschätzung der tatsächlichen Konsumtionsraten führen (SPITZE 1985). Eine erhöhte Suchaktivität und eine gesteigerte Beuteaufnahme von ausgehungerten Tieren würde sich auch auf die funktionelle Reaktion auswirken und in einem Kurvenverlauf des Typ II, mit schneller ansteigenden Prädationsraten bei geringen Beutedichten, resultieren (GOROKHOVA & HANSSON 1997). Die Fraßexperimente mit kombiniertem Beuteangebot verdeutlichen, welchen Einfluss nur eine zusätzliche Nahrungsressource (*A. salina*) auf die funktionelle Reaktion von *M. relicta* bei

einer bestimmten Beuteart (*D. magna*) haben kann. Im natürlichen Lebensraum von *M. relicta* stehen aber eine Vielzahl unterschiedlicher Beuteorganismen zur Verfügung, die auch durch die omnivore Ernährungsweise weitestgehend genutzt werden. Zusätzlich kann sich *M. relicta* durch selektive Nahrungsaufnahme auch an variierende Bedingungen anpassen. Bei einem natürlichen Nahrungsvorkommen können daher aufgrund der größeren Alternativen weitläufigere Wechselwirkungen zwischen den Aufnahmeraten einzelner Beutearten erwartet werden. Um die Auswirkung des Fraßdrucks von *M. relicta* auf die Planktongemeinschaft und somit den Einfluss der Art auf die Strukturierung des Nahrungsnetzes im Breiten Luzin noch besser interpretieren zu können, wäre in weiterführenden Versuchen die Nahrungsaufnahme bei natürlich vorkommender Beutezusammensetzung zu prüfen.

#### 4.2.3 Ernährung von *Coregonus albula* im Breiten Luzin

Wie bei *M. relicta* wechselte auch bei *C. albula* die Nahrungszusammensetzung parallel zu den saisonalen Populationsentwicklungen der Beuteorganismen. So waren in der Regel in den Mägen die Organismen in hohen Anteilen zu finden, die auch hohe Dichten im Gewässer aufwiesen. Deutlich wird dies durch die überwiegende Nutzung von Copepoda, die das ganze Jahr hindurch die Zooplanktongemeinschaft dominierten. Mit der Abundanzzunahme der Cladocera im Sommer stieg zugleich auch der Anteil dieser Beutegruppe in der Ernährung von *C. albula* stark an. Im Gegensatz dazu ging die Nutzung der Copepoda entsprechend zurück. Ihr Anteil wurde somit teilweise durch die Cladocera ersetzt. MAMCARZ & BLONIAK (1995) fanden ebenfalls Copepoda als dominierenden Bestandteil der Nahrung von *C. albula* im Frühjahr vor, während im Sommer verstärkt *Daphnia* spp. genutzt wurde. Dieser Wechsel war ebenfalls mit der Verfügbarkeit der Beuteorganismen verbunden. Ein entsprechendes Bild zeigte sich bei der Aufnahme von *M. relicta*, die im Sommer und besonders im Herbst vermehrt konsumiert wurde. Die vermehrte Nutzung der Art im Herbst hängt dabei nicht nur mit ihrer zu dem Zeitpunkt noch relativ hohen Dichte im Gewässer zusammen, sondern ist auch auf die gleichzeitig geringe Abundanz anderer Beuteorganismen zurückzuführen. Generell sind Variabilitäten in der Ernährung von *C. albula* in Abhängigkeit von der saisonalen Zusammensetzung der Beuteorganismen auch aus anderen Studien bekannt (VILJANEN 1983, MOOKERJI et al. 1998, SCHULZ et al. 2003).

Die gesteigerte Nutzung von *M. relicta* im Herbst hängt jedoch vermutlich nicht nur allein mit der Verfügbarkeit der Art zusammen. Hier könnte auch eine bessere Sichtbarkeit der Beute eine Rolle spielen. *Coregonus* spp. können allgemein ihre Beute noch bei extrem niedrigen Lichtintensitäten auffinden (JANSSEN 1980). Im Herbst beginnt die Hauptreproduktionszeit für *M. relicta* und die Mehrzahl der weiblichen Tiere trägt somit Eier in ihrem Marsupium.



Dadurch sind sie möglicherweise für *C. albula* als Beute besser wahrnehmbar. Für Copepoda ist beispielsweise bekannt, dass die Gruppe der Cyclopoida durch das Tragen von zwei Eipaketen, gegenüber den Calanoida mit nur einem Eipaket, einem höheren Fraßdruck durch Fische ausgesetzt ist (DAHL-HANSEN et al. 1994).

MAMCARZ & BLONIAZ (1995) und ENZ et al. (2001) konnten ebenfalls keine Nauplien der Copepoda in Mägen von *C. albula* nachweisen. Zum einen könnte dies ein geringes Interesse an der Beute ausdrücken, solange andere Organismen verfügbar sind. Zum anderen kann dies aber auch in einer schnellen Verdaulichkeit der Organismen begründet sein, so dass diese nicht mehr in den Mägen nachgewiesen werden konnten. Unter dem räuberisch lebenden Zooplankton konnte *B. longimanus* in keinem der Netzzüge im Breiten Luzin nachgewiesen werden. Dagegen erreichte die Art im Oktober in den Mägen von *C. albula* eine beachtliche Biomasse. Dies ist auch aus anderen Seen bekannt (HAMRIN 1983, ENZ et al. 2001, SCHULZ et al. 2003). Es wird vermutet, dass *B. longimanus* mit den gewöhnlichen Planktonnetzen wegen ihres hohen Fluchtvermögens nicht repräsentativ gefangen wird.

Saisonale Unterschiede wurden auch bei der Betrachtung der selektiven Nahrungsaufnahme von *C. albula* deutlich. So wurden Copepoda in den Monaten bevorzugt, in denen die Abundanz der Cladocera gering war. Dagegen wurden bei hohen Dichten der Cladocera diese auch überwiegend anstelle der Copepoda favorisiert. Saisonal bedingte Wechsel in der Präferenz für *Daphnia* spp. und Copepoda sind auch aus dem Vierwaldstätter See bekannt (MOOKERJI et al. 1998). Als Grund für diese Präferenzänderung wird die Fortbewegung der Beuteorganismen angenommen. *Daphnia* spp. ist durch ihre langsame und gleichmäßige Schwimmbewegung für die Fische leichter zu fangen als die Copepoda mit ihrer schnellen Fluchtbewegung (DRENNER & MCCOMAS 1978, SKURDAL et al. 1985). Bei der Nahrungswahl von *C. albula* zeichnete sich aber auch ein festes Muster der Beutepräferenz ab. So wurde *M. relicta* im gesamten Untersuchungszeitraum grundsätzlich positiv selektiert. Dagegen wurden die Nauplien der Copepoda prinzipiell gemieden.

Generell waren in der Ernährung von *C. albula* im Breiten Luzin keine Unterschiede zwischen Tag und Nacht nachzuweisen. Einzelne Beutegruppen betreffend waren aber zumindest unterschiedliche Tendenzen in der Nutzung zu erkennen. Dabei kann der höhere Anteil von *Daphnia* spp. und *Bosmina* spp. in den Nachtproben im Frühjahr und Sommer mit der Verfügbarkeit beider Arten zusammenhängen. Ihr Populationsschwerpunkt lag in dieser Zeit in den oberen Wasserschichten. Da der Großteil des Bestands von *C. albula* diese Bereiche nur während der nächtlichen Aufwärtswanderung aufsuchte, kam es hauptsächlich nachts zu einer räumlichen Überschneidung mit diesen Beutepopulationen. Dies könnte den

erhöhten Anteil beider Arten in den Mägen der Fische aus den Nachtuntersuchungen im April bzw. Juli erklären. Im Oktober hingegen waren die Cladocera überwiegend in tieferen Bereichen der Wassersäule verteilt, so dass *Daphnia* spp. tagsüber verstärkt von *C. albula* konsumiert werden konnte. Auch in Bezug auf die Aufnahme von *M. relicta* wird der Einfluss einer temporär räumlichen Überlappung zwischen Beute und Prädator deutlich. Obwohl die Ergebnisse nicht statistisch belegt werden konnten, war in den Tagproben des Oktobers der Anteil an *M. relicta* in den Mägen von *C. albula* tendenziell erhöht. Da sich sowohl *C. albula* als auch *M. relicta* tagsüber nahe dem Gewässergrund aufhielten, das Zooplankton aber in diesen Regionen generell weniger zur Verfügung stand, nutzte *C. albula* offensichtlich verstärkt die dort vorkommende *M. relicta* als Nahrung. Das wird auch bei der Betrachtung vertikaler Gradienten in der Ernährung von *C. albula* deutlich. *M. relicta* war dabei in allen Magenproben aus 40 m Tiefe stärker vertreten als in denen der übrigen Fangtiefen. Im Gegensatz dazu war zumindest im April und Oktober in den Mägen mit hohem Anteil an *M. relicta* der Anteil der übrigen Beuteorganismen gering. Die Tatsache, dass *M. relicta* nie in den Mägen der Fischfänge aus 3 m Wassertiefe nachzuweisen war, deckt sich ebenfalls mit ihrer Verteilung im Gewässer. In der Regel dringt *M. relicta* bei ihren Aufwärtswanderungen nicht in die wärmeren und oberflächennahen Wasserschichten ein (BEETON 1960) und steht demzufolge dort nicht als Nahrung zur Verfügung. Zwar wurde die Art in der vorliegenden Untersuchung auch im oberen Tiefenhorizont (0-10 m) nachgewiesen, wie weit sie sich allerdings in den Bereich des Epilimnions hineinbewegte, konnte nicht exakt bestimmt werden. Veränderungen in der Nahrungszusammensetzung von *C. albula* aus verschiedenen Fangtiefen sind auch aus dem Stechlinsee bekannt. Dort konnten besonders im Frühjahr und Herbst größere Anteile an benthischen Organismen (Insecta, Ostracoda, *Megacyclops* spp.) in der Nahrung von *C. albula* aus Grundnetzfangen nachgewiesen werden. Dagegen dominierte in Fängen aus den oberen Wasserschichten meist planktische Nahrung (SCHULZ et al. 2003). Bei den vergleichenden Analysen der Nahrungsnutzung durch *C. albula* zwischen Tag und Nacht sowie zwischen verschiedenen Fanghorizonten muss allerdings berücksichtigt werden, dass in der vorliegenden Arbeit kein Verdauungsgrad der Nahrung von *C. albula* bestimmt worden ist. Die tatsächliche Zeit der Beuteaufnahme kann deswegen nicht genau bestimmt werden. ARNDT et al. (1989) stellten auf der Basis des Verdauungsstadiums der Beute fest, dass *C. albula* im Breiten Luzin zwei Maxima der Nahrungsaufnahme hatte, jeweils in der Morgen- und Abenddämmerung, verbunden mit ihrer Vertikalwanderung. Verglichen mit den Ergebnissen dieser Untersuchung zeigten frühere Nahrungsanalysen von *C. albula* aus dem Breiten Luzin eine vermehrte Nutzung von *M. relicta* auf. Der Anteil an *M.*

*relicta* belief sich dabei auf 52-79 % des Gesamtvolumens der Magenfüllung von *C. albula* (WATERSTRAAT 1988, 1990, ARNDT et al. 1989). In der vorliegenden Arbeit bildete *M. relicta* dagegen nur einen Anteil von 5-26 % in den Mägen von *C. albula* aus, obwohl die Art im Gewässer weiträumiger verbreitet war als in den 80er Jahren des vergangenen Jahrhunderts (Kapitel 4.1.1). Entsprechend wurde mehr Zooplankton von *C. albula* konsumiert. Diese Veränderung in der Ernährung von *C. albula* ist möglicherweise ein Resultat des verbesserten trophischen Zustands des Breiten Luzins, bedingt durch die Sanierungsmaßnahmen im Feldberger Seengebiet. Letzteres könnte einerseits zu einer Änderung in der Gemeinschaft der Beuteorganismen geführt haben. Andererseits kam es durch die mit der Verbesserung der Wasserqualität einhergehende Zunahme der Sauerstoffwerte im Tiefenwasser vermutlich zu einer Wiederausbreitung von *M. relicta* in diese Bereiche. Dadurch hatte die Art eventuell größere Ausweichmöglichkeiten und damit einen besseren Schutz vor ihren Prädatoren, was sich wiederum in einer geringeren Nutzung von *M. relicta* in der Ernährung von *C. albula* zeigte.

Wie bei *M. relicta* können auch die Ergebnisse der Nahrungswahl von *C. albula* im Breiten Luzin im Sinne der „optimal foraging“ Theorie interpretiert werden. So wurden Cladocera von *C. albula* überwiegend positiv selektiert, obwohl die Abundanz der Copepoda generell höher war. Letztere wurden dagegen nur in den Monaten bevorzugt konsumiert, in denen die Cladocera innerhalb der Zooplanktongemeinschaft einen geringen Anteil ausmachten. Wie bereits im Fall von *M. relicta* diskutiert, ist die Aufnahme der Cladocera bei hoher Beutedichte offensichtlich energetisch günstiger. Dies hängt vermutlich mit der unterschiedlichen Fluchtgeschwindigkeit der beiden Beuteorganismen zusammen. DRENNER & MCCOMAS (1978) und SKURDAL et al. (1985) konnten zeigen, dass die Suchzeit für große, langsame Cladocera allgemein kürzer ist als die für schnell schwimmende Organismen wie Copepoda. Der dennoch dominierende Anteil der Copepoda in der Nahrung von *C. albula* verdeutlicht, dass die alleinige Aufnahme der Cladocera selbst bei relativ hohen Dichten den Energiebedarf der Fische nicht decken kann. Daher wurde zusätzlich in die längere Suchzeit für die abundanteren Copepoda investiert. Ähnliches kann auch bei der Aufnahme von *M. relicta* durch *C. albula* geschlossen werden. *M. relicta* wurde generell positiv selektiert, da durch ihre Körpergröße ein relativ hoher Energiegewinn pro Beutetier zu erzielen ist. Aufgrund ihrer geringen Dichte und ihrer hohen Fluchtdistanz sowie der damit verbundenen großen Suchzeit schien es sich aber für die Fische zu lohnen, zusätzlich andere und häufiger vorkommende Beuteorganismen zu fressen.

#### 4.2.4 Fettsäuren

Die ähnliche Fettsäurezusammensetzung der Organismen aus dem Nahrungsnetz des Breiten Luzins deutet auf eine direkte Verknüpfung der untersuchten trophischen Ebenen hin. Polyungesättigte Fettsäuren werden hauptsächlich vom Phytoplankton produziert und über die Nahrung von den Sekundärkonsumenten aufgenommen (AHLGREN et al. 1996). Durch die Analyse der Fettsäuremuster von Protisten bis hin zu den Fischen konnte der direkte Transport der Fettsäuren in aquatischen Ökosystemen vom Nahrungsorganismus bis zum jeweiligen Konsumenten gezeigt werden (MUJE et al. 1989, GOULDEN & PLACE 1990, LINKO et al. 1992, AHLGREN et al. 1999, WEILER 2001, BOËCHAT 2005). Auch im Breiten Luzin konnten in allen trophischen Ebenen Fettsäuren gleichen Typs mit den höchsten Anteilen nachgewiesen werden. Bei diesen dominanten Fettsäuren handelt es sich mit der 16:0 um eine gesättigte und der 18:1 n-9 um eine monounsättigte Fettsäure. Diese haben hauptsächlich eine Speicherfunktion und sind für den Energiestoffwechsel wichtig. Dagegen sind 18:3 n-3, 20:5 n-3 (EPA) und 22:6 n-3 (DHA) vornehmlich von physiologischer Bedeutung. Sie stellen das Grundgerüst von Zellmembranen dar, beeinflussen die Fluidität dieser Membranen und haben auch die Signalübertragung zur Aufgabe. Die polyungesättigte 18:3 n-3 gilt dabei als essentiell für fast alle tierische Organismen. Sie kann von vielen Tieren und besonders auch Süßwasserfischen in hochungesättigte Fettsäuren wie EPA und DHA umgewandelt werden (WATANABE 1982, BRETT & MÜLLER-NAVARRA 1997). EPA dient als ein Ausgangsstoff für die Synthese von Eicosanoiden, die als hormonähnliche Substanzen für viele physiologische Prozesse im Körper von großer Wichtigkeit sind (STANLEY-SAMUELSON 1994a, b). DHA hat eine besondere Funktion bei der Entwicklung und Aktivität von Gehirn und Augen (MOURENTE et al. 1991). Die Summe der n-3 Fettsäuren war auf allen trophischen Ebenen im Breiten Luzin höher als die Summe der n-6 Fettsäuren. Dies ist ebenfalls aus anderen Untersuchungen bekannt (MUJE et al. 1989, AHLGREN et al. 1992, WIRTH & STEFFENS 1998, VON ELERT & STAMPFL 2000).

Trotz ähnlicher Anteile der dominanten Fettsäuren in allen trophischen Ebenen waren doch Unterschiede statistisch nachzuweisen. Das deutet darauf hin, dass jede Organismengruppe verschiedene Fettsäuren speichert und benötigt, um ihre jeweilige physiologische Funktion zu optimieren (LINKO et al. 1992, KAINZ et al. 2004). Überdies traten in allen untersuchten trophischen Ebenen saisonale Variationen im Fettsäureanteil auf. Differenzen bezüglich der Fettsäureanteile in den verschiedenen Untersuchungsmonaten sind auch aus anderen Arbeiten bekannt (MUJE et al. 1989, AHLGREN et al. 1997, WIRTH & STEFFENS 1998) und werden auf eine unterschiedliche Verfügbarkeit der Fettsäuren zurückgeführt. Größtenteils kann dies mit

der saisonal unterschiedlichen Zusammensetzung der Nahrungsorganismen (AHLGREN et al. 1997, MÜLLER-NAVARRA et al. 2000) und daher mit einer entsprechend unterschiedlichen Nahrungsnutzung erklärt werden. Für Fische kommt hinzu, dass während der Entwicklung der Gonaden auch eine selektivere Aufnahme bestimmter Fettsäuren im Körper erfolgen kann (ÅGREN et al. 1987). Dazu können diese in Stoffwechselprozessen modifiziert werden (MUJE et al. 1989). So nimmt z. B. der Anteil der DHA in den Muskeln der weiblichen Tiere von *C. albula* während des Laichzyklus ab, da sie für die Entwicklung der Eier mobilisiert wird (DABROWSKI 1982, ÅGREN et al. 1987). Bei einigen Organismen kann es auch zu Umwandlungen von Fettsäuren kommen, wobei meist aus der 18:2 n-6 und 18:3 n-3 weitere physiologisch wichtige Fettsäuren synthetisiert werden (BRETT & MÜLLER-NAVARRA 1997). Für *Daphnia* spp. ist bekannt, dass sie die DHA in EPA umwandeln können (WEILER 2005). Letztere wird besonders für Wachstum und Reproduktion der Tiere benötigt (BRETT & MÜLLER-NAVARRA 1997). Solche Umwandlungen scheinen allerdings ineffizient zu sein, denn die meisten Organismen müssen die entsprechenden Fettsäuren zusätzlich mit der Nahrung aufnehmen (BRETT & MÜLLER-NAVARRA 1997).

Die spezifischen Gehalte ( $\mu\text{g g}^{-1}$  FG) der meisten Fettsäuren waren bei *C. albula*, *M. relicta* und dem Zooplankton im Oktober am höchsten. Die Zunahme war dabei bei *C. albula* und *M. relicta* über den gesamten Untersuchungszeitraum konstant und verdeutlicht, dass die Fettsäuren mit dem Wachstum der Tiere akkumuliert werden. Letzteres konnte auch in anderen Studien sowohl über *M. relicta* (ADARE & LASENBY 1994) als auch über *C. albula* (MUJE et al. 1989) und das Zooplankton (KAINZ et al. 2004) gezeigt werden. Da Fettsäuren als Bestandteile der Lipide die wichtigsten Energiespeicher für alle Organismen darstellen (ARTS 1999), deuten die höheren Fettsäureanteile im Oktober darauf hin, dass hier Energiereserven für die Überwinterung und, im Fall von *M. relicta* und *C. albula*, auch für die Reproduktion angelegt wurden. Beim Zooplankton nahm die Konzentration der Fettsäuren von April zu Juli zunächst ab und stieg im Oktober erneut an. Dies kann mit den Populationsschwankungen des Planktons zusammenhängen. In den Sommermonaten ergibt sich durch erhöhten Fraßdruck des Zooplanktons oft eine Verringerung der Phytoplanktondichte. Diesem folgt im Umkehrschluss meist ein Rückgang der Zooplanktonpopulation durch Nahrungsmangel (LAMPERT 1988). Infolgedessen kann wiederum die Biomasse des Phytoplanktons ansteigen, wodurch sich auch die Nahrungsbedingungen für das Zooplankton verbessern. Solche Sukzessionen wurden auch beim Phyto- und Zooplankton im Breiten Luzin beobachtet (Abb. 3.16 und 3.17, Kapitel 3.1.4). Dabei ging zunächst von Mai zu Juni 2002 die Biomasse des Phytoplanktons stark zurück. Für das Zooplankton verschlechterte sich dadurch die

Nahrungsverfügbarkeit. Möglicherweise nahm deshalb auch die Konzentration der Fettsäuren im Zooplankton ab. Die ungünstigen Nahrungsbedingungen führten vermutlich zu einer geringeren Reproduktion, was einen Rückgang der Biomasse des Zooplanktons im Juli zur Folge hatte. Durch den Wiederanstieg der Phytoplanktonbiomasse im Herbst verbesserte sich offensichtlich die Nahrungsverfügbarkeit für das Zooplankton, was sich im erneuten Anstieg der Fettsäurekonzentration widerspiegelt. Beim Phytoplankton/Seston waren die höchsten spezifischen Gesamtfettsäuregehalte ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) überwiegend im April zu finden. Dies kann mit einer hohen Phytoplanktonbiomasse im Frühjahr begründet werden, was zu entsprechend hohen Dichten in den Proben führte. Im Gegensatz zu den anderen trophischen Ebenen des Nahrungsnetzes und auch den anderen Monaten traten im April in den Proben des Phytoplanktons/Sestons die Fettsäuren 22:0 und 22:1 n-11 in erhöhten Anteilen auf. Dies deutet darauf hin, dass sich zu der Jahreszeit Bestandteile in den Wasserproben befanden, die für die Ernährung der untersuchten Konsumenten nur geringe Bedeutung hatten. Dabei könnte es sich um eventuell erhöhte Anzahlen bestimmter Bakteriengruppen handeln. Auch die hohe Biomasse der Cyanophyceae im April könnte hier eine Rolle spielen. Cyanophyceae haben für die Ernährung von *M. relicta* keine große Bedeutung (Kapitel 4.2.1). Auch beim Zooplankton ist eine nur geringe Aufnahme oder sogar Meidung dieser Phytoplanktongruppe denkbar. Wie bei *M. relicta* können die fädigen Strukturen der Cyanophyceae die Filtration und somit die Nahrungsaufnahme des Zooplanktons beeinträchtigen (PORTER & McDONOUGH 1984, HAWKINS & LAMPERT 1989). Außerdem werden toxinbildende Arten auch vom Zooplankton gemieden (DEMOTT et al. 1991). Vermutlich führt aber ebenfalls die geringe Futterqualität der Cyanophyceae (ARNOLD 1971, DEMOTT & MÜLLER NAVARRA 1997, MÜLLER-NAVARRA et al. 2000) dazu, dass diese als Nahrungsquelle für potentielle Konsumenten von geringer Bedeutung sind. Die meisten Prokaryoten, zu denen auch die Cyanophyceae zählen, weisen eine andere Fettsäurekomposition als Eukaryoten auf und enthalten keine hochungesättigten Fettsäuren (AHLGREN et al. 1992). Letztere sind jedoch besonders für das Wachstum des Zooplanktons wichtig (MÜLLER-NAVARRA 1995, MÜLLER-NAVARRA et al. 2000).

*M. relicta* zeigt kein für die Art spezifisches Fettsäuremuster, wie das beispielsweise für Algen bekannt ist. Bei letzteren ist die Fettsäurezusammensetzung so charakteristisch, dass diese zur Kategorisierung einzelner Taxa herangezogen werden kann (AHLGREN et al. 1992). Vielmehr unterscheidet sich die Zusammensetzung der Fettsäuren von *M. relicta* kaum von der des Zoo- und Phytoplanktons. Das deutet darauf hin, dass sich die Art auch überwiegend von diesen Organismen ernährt und deren Fettsäuren aufnimmt. Gleiches ist auch für *C.*

*albula* anzunehmen, deren Fettsäuremuster entsprechend mit dem von Zooplankton und *M. relicta* übereinstimmt. Dadurch wird deutlich, dass die Fettsäurezusammensetzung der beiden Prädatoren maßgeblich von dem ihrer Nahrungsorganismen abhängt und beeinflusst wird. Allerdings zeigte die Betrachtung der spezifischen Gehalte der Fettsäuren, dass die Werte beider Prädatoren unter denen ihrer Hauptbeuteorganismen, dem Zooplankton, lagen. Andererseits wiesen sie aber höhere Werte auf als ihre zusätzliche Nahrung, welche für *M. relicta* das Phytoplankton und für *C. albula* entsprechend *M. relicta* darstellte. Bei beiden Arten lagen die absoluten Fettsäurewerte somit zwischen denen ihrer Beutegruppen, was die Nutzung dieser verschiedenen Organismen verdeutlichen kann. Unter der Annahme, dass sowohl *M. relicta* als auch *C. albula* die Fettsäuren ihrer Nahrung aufnehmen und akkumulieren, wären bei der alleinigen Ernährung von Zooplankton bei den Prädatoren ähnliche oder sogar höhere Werte als die des Zooplanktons zu erwarten. Die beobachteten geringeren Werte weisen aber darauf hin, dass vermutlich noch andere Nahrungsorganismen einen Einfluss auf die Fettsäuregehalte der Prädatoren gehabt haben. Ein anderer Grund für einen geringeren Fettsäuregehalt von *C. albula* und *M. relicta*, verglichen mit dem ihrer Hauptbeuteorganismen, kann auch im erhöhten Energieverbrauch der beiden Arten liegen. Sowohl beim aktiven Fang ihrer Nahrung und bei den Vertikalwanderungen als auch bei der Entwicklung der Gonaden wird viel Energie benötigt. Ebenso können auch unterschiedliche Anteile an der Lipidkonzentration pro Einheit des Körpergewichts bei den untersuchten Organismen für die Differenzen der Fettsäuregehalte verantwortlich sein. Nicht zuletzt kann auch eine quantitativ geringe Nahrungsaufnahme zu niedrigen Fettsäuregehalten führen. Umgekehrt kann der vergleichbar hohe Gehalt an Fettsäuren im Zooplankton durch die vielen kurzen Reproduktionszyklen bedingt sein, weshalb in der gesamten Population immer hohe Fettsäuranteile gespeichert werden.

Die vorliegende Untersuchung zeigt erste Resultate zu den Zusammenhängen der Fettsäuremuster im Nahrungsnetz des Breiten Luzins. Für ausführlichere Informationen sind jedoch weitere und detailliertere Aufnahmen der Fettsäurespektren nötig. Dies gilt besonders in Bezug auf einzelne Arten und die jahreszeitlichen Differenzen der Fettsäuremuster. Auch die Nahrungskonkurrenz zwischen *M. relicta* und *C. albula* bezüglich der gemeinsamen Nutzung des Zooplanktons wäre ein wichtiger Punkt für weiterführende Untersuchungen. Zu berücksichtigen wäre ebenfalls die Fähigkeit zur Umwandlung und selektiven Aufnahme von Fettsäuren bei den verschiedenen Organismen sowie die Bedeutung einzelner Fettsäuren für bestimmte Funktionen wie Wachstum und Reproduktion.

#### 4.2.5 Produktion und trophische Transfereffizienz (TTE)

Der Energiefluss durch das pelagische Nahrungsnetz im Breiten Luzin war dem theoretischen Modell ähnlich, welches von einer Transfereffizienz von 10 % zwischen benachbarten trophischen Ebenen ausgeht (PAULY & CHRISTENSEN 1995, LAMPERT & SOMMER 1999). Allerdings wurden auch größere Abweichungen von diesen erwarteten Werten beobachtet. Letzteres bestätigt Untersuchungen von CARPENTER et al. (1987, 1985) und GAEDKE (1998). Diese verdeutlichten, dass durch vielfältigere Verbindungen innerhalb des Nahrungsnetzes die Zusammenhänge oft komplizierter sind, als durch das einfache Modell vorhergesagt.

Die aus der maximalen Gesamtphosphorkonzentration des Frühjahres ermittelte Jahresprimärproduktion des Breiten Luzins wies 2002 ähnliche Werte auf wie in den 80er Jahren des vergangenen Jahrhunderts (KOSCHEL 1987). Allerdings ist die Primärproduktion auf Grundlage des Gesamtphosphorgehalts kalkuliert worden, so dass geringere Werte zu erwarten gewesen wären. Die gleichbleibende Primärproduktion kann eventuell methodisch bedingt sein, da die errechneten Werte die tatsächliche Primärproduktion möglicherweise überschätzen. Ferner ist die aus der Jahresprimärproduktion ermittelte tägliche Produktion nur ein Durchschnittswert. Deswegen können vorhandene Unterschiede der Primärproduktion im Jahresverlauf (KOSCHEL 1985), die vermutlich einen großen Einfluss auf den Energietransfer in den einzelnen Monaten haben, hier nicht berücksichtigt werden. Die Primärproduktion im Zeitraum vom 1. April bis 31. Oktober war mit  $118,4 \text{ g C m}^{-2}$  im Breiten Luzin höher als im Stechlinsee ( $78 \text{ g C m}^{-2}$ ) in der Zeit vom 1. April bis 30. November (SCHULZ et al. 2004). Dadurch wird der unterschiedliche trophische Status beider Seen deutlich. Der mesotrophe Breiten Luzin hat durch einen höheren Nährstoffgehalt eine höhere Primärproduktion als der oligotrophe Stechlinsee. Daraus folgt auch eine höhere Zooplanktonproduktion im Breiten Luzin. Während im Stechlinsee die Produktion des Zooplanktons mit  $14 \text{ g C m}^{-2}$  nur ein Fünftel der Primärproduktion betrug (SCHULZ et al. 2004), so lag ihr Wert im Breiten Luzin mit  $59 \text{ g C m}^{-2}$  bei ungefähr der Hälfte der Primärproduktion. Hierbei ist zu berücksichtigen, dass bei der Berechnung der Produktion des Zooplanktons des Breiten Luzins im Zeitraum vom 1. April bis 31. Oktober die fehlenden Werte für die Monate Mai, Juni, August und September anhand der linearen Interpolation nur näherungsweise ermittelt wurden. Saisonale Unterschiede durch Abundanz- und Biomasseschwankungen sind damit nicht erfasst worden. Allerdings fügt sich die Zooplanktonproduktion der Monate April, Juli und Oktober, die als Ausgangswerte für die lineare Interpolation dienten, in das allgemeine Muster der saisonalen Populationsdynamik. So war ein Biomassemaximum im Juli auch beim Jahresverlauf des Crustaceenplanktons zu erkennen, während diesbezüglich im April geringere und im Oktober



minimale Werte erreicht wurden (Abb. 3.16, Kapitel 3.1.4). Daher ist davon auszugehen, dass durch die mittels linearer Interpolation bestimmten Werte eine adäquate Annäherung an die tatsächliche Zooplanktonproduktion erreicht wurde.

Generell ist in tiefen Seen mit geringem Nährstoffgehalt die Transfereffizienz zwischen Phytoplankton und Zooplankton sehr hoch (LACROIX et al. 1999). Die TTE zwischen Phyto- und Zooplankton im Breiten Luzin betrug auf Basis der Produktionsperiode von April bis Oktober genau 50 %. Damit waren die Werte höher als im Stechlinsee, wo die TTE zwischen diesen beiden trophischen Ebenen 18 % erreichte (SCHULZ et al. 2004) und auch deutlich höher als die nach dem theoretischen Modell erwarteten 10 %.

Basierend auf den drei Untersuchungsterminen im Breiten Luzin betrug die durchschnittliche TTE zwischen täglicher Primär- und Zooplanktonproduktion 44 % und war damit ebenfalls höher als die TTE zwischen den entsprechenden trophischen Niveaus im Stechlinsee (SCHULZ et al. 2004). Dabei lagen die Werte im April und Oktober mit 15-20 % im Bereich der erwarteten TTE von 10 %. Im Juli dagegen, wo die Zooplanktonproduktion ähnliche Werte wie die Primärproduktion des Phytoplanktons erreichte, waren die Transferraten mit 96 % sehr hoch. Diese hohe TTE kann mit einer hohen Futterqualität zusammenhängen, die durch das Vorhandensein von hochungesättigten Fettsäuren charakterisiert wird (MÜLLER-NAVARRA 1995, BRETT & MÜLLER-NAVARRA 1997, MÜLLER-NAVARRA et al. 2000, VON ELERT & STAMPFL 2000, WACKER et al. 2002). Die Phytoplanktongemeinschaft wurde aber das ganze Jahr hindurch von Cyanophyceae dominiert, die keine hochungesättigten Fettsäuren enthalten (AHLGREN et al. 1992) und daher generell eine schlechte Futterqualität aufweisen. Möglicherweise konnte aber das Vorkommen von anderen Phytoplanktongruppen wie Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Cryptophyceae, Dinophyceae und Crysophyceae die geringere Nahrungsqualität der Cyanophyceae kompensieren. Diese Gruppen weisen hohe Anteile an hochungesättigten Fettsäuren auf (AHLGREN et al. 1992). Besonders die Bacillariophyceae, Cryptophyceae und Dinophyceae enthalten hohe Anteile an EPA, die positiv mit dem Wachstum des Zooplanktons korreliert ist (MÜLLER-NAVARRA et al. 2000). Aus anderen von Cyanophyceae dominierten Gewässern ist bekannt, dass die mit deutlich geringeren Anzahlen vorkommenden Cryptophyceae die Hauptquelle der EPA sind (MÜLLER-NAVARRA et al. 2000).

Verglichen mit der Primärproduktion lag die Gesamtproduktion von *M. relictus* im Zeitraum April bis Oktober etwa um das Zweitausendfache niedriger. Folglich war auch die TTE mit 0,04 % zwischen den beiden trophischen Ebenen gering. Die TTE der drei einzelnen Untersuchungstermine war mit einem Durchschnitt von 0,01 % ebenfalls sehr gering. Dies

kann mit einer geringen Nutzung der vorhandenen Phytoplanktonproduktion durch *M. relict*a zusammenhängen. Letzteres kann ein Resultat der Dominanz der Cyanophyceae in der Phytoplanktongemeinschaft sein, welche nur geringe Anteile in der Ernährung von *M. relict*a darstellten. Wie bereits diskutiert wurde, spielt hier vermutlich die geringe Futterqualität der Cyanophyceae (MÜLLER-NAVARRA et al. 2000) eine Rolle. Bei der Energieübertragung zwischen Phytoplankton und Zooplankton wurde allerdings trotz der hohen Biomasse der Cyanophyceae eine hohe Effizienz erreicht. Beim trophischen Transfer konnte vermutlich die geringe Futterqualität der abundanten Cyanophyceae durch die Nutzung anderer Organismen des Phytoplanktons mit hoher Nahrungsqualität ausgeglichen werden. Dies könnte ebenso auf *M. relict*a zutreffen, denn bezüglich des Phytoplanktons bildeten die Bacillariophyceae und Chlorophyceae größere Anteile in der Ernährung. Unter dieser Annahme muss es noch andere Ursachen für die geringe TTE zwischen der Produktion des Phytoplanktons und der von *M. relict*a geben. Die omnivore Ernährungsweise von *M. relict*a spielt in diesem Zusammenhang vermutlich eine bedeutende Rolle, weil dadurch das Nahrungsspektrum verstärkt variieren kann. Zu einem anderen Betrachtungszeitpunkt könnten somit die einzelnen Beutegruppen andere Anteile in der Ernährung zeigen als in der vorliegenden Arbeit. Das würde sich wiederum auch auf die TTE auswirken. Ein weiterer Grund für die geringe Transfereffizienz zwischen Primärproduktion des Phytoplanktons und *M. relict*a ist möglicherweise auch eine methodisch bedingte Überschätzung der Primärproduktion. Andererseits kann die geringe TTE auch durch eine Unterschätzung der Population von *M. relict*a begründet werden. Vor allem im April, wo nur wenige Exemplare von *M. relict*a gefangen wurden und die errechnete Produktion daher sehr gering ausfiel, kann prinzipiell von einer größeren Populationsstärke ausgegangen werden. Die Betrachtung der Populationsdynamik verdeutlichte, dass die Abundanz von *M. relict*a im April vermutlich höher war, da sonst das vermehrte Auftreten adulter Individuen im Frühsommer nicht zu erklären wäre (Abb. 3.2 und Kapitel 3.1.2.1).

Im Vergleich zur Zooplanktonproduktion war die Gesamtproduktion von *M. relict*a im Zeitraum von April bis Oktober ebenfalls sehr niedrig, wodurch die TTE zwischen beiden trophischen Niveaus nur 0,1 % betrug. Auch bezüglich der Tagesproduktion der einzelnen Untersuchungsmonate wurde durchschnittlich nur eine TTE von 0,1 % erreicht. Eine ineffiziente Nutzung der vorhandenen Zooplanktonproduktion könnte der Grund für die ermittelte Energieübertragung sein. Zwar spiegelte die Zusammensetzung der Nahrung von *M. relict*a überwiegend die Beuteverfügbarkeit wider, durch die omnivore Ernährungsweise ist aber auch eine stärkere Variation im Anteil der unterschiedlichen Beuteorganismen möglich. Außerdem können in der Ernährung von *M. relict*a dadurch auch andere

Organismen eine Rolle spielen. So zeigten andere Untersuchungen auch die Aufnahme von Amphipoda, Ostracoda, Larven der Chironomidae, Protozoa und Detritus (LASENBY & LANGFORD 1973, GROSSNICKLE 1982, WATERSTRAAT 1988, ARNDT et al. 1989, VIHARLUOTO et al. 2000, JOHANSSON et al. 2001). Außerdem verhält sich *M. relictus* auch kannibalistisch (GROSSNICKLE 1982, QUIRT & LASENBY 2002). Der Anteil an nicht identifiziertem organischen Material in den Därmen von *M. relictus* betrug allerdings in der vorliegenden Untersuchung nur maximal 10 %. Neben den zum Untersuchungszeitpunkt bestimmten Nahrungsgruppen scheinen andere Organismen daher nur eine geringe Rolle in der Ernährung von *M. relictus* gespielt zu haben. Letztendlich schließt dies jedoch ein abweichendes Nahrungsspektrum zu einem anderen Zeitpunkt nicht aus.

Die *C. albula*-Produktion von April bis November im Stechlinsee war mit  $0,77 \text{ g C m}^{-2}$  (SCHULZ et al. 2004) deutlich höher als mit  $0,29 \text{ g C m}^{-2}$  im Zeitraum von April bis Oktober im Breiten Luzin. Die Differenz zwischen beiden Seen würde sich etwas verringern, wenn im Breiten Luzin auch die Produktion des Novembers berücksichtigt werden könnte. Mit Sicherheit würde das aber den bestehenden Unterschied nicht gänzlich aufheben. Vielmehr verdeutlicht die geringere Produktion von *C. albula* im Breiten Luzin das Vorkommen von *M. relictus* als eine weitere trophische Ebene. Unter der Annahme, dass *M. relictus* ein zusätzliches Niveau zwischen Zooplankton und *C. albula* einnimmt, liegen zwischen Primärproduktion und Produktion von *C. albula* noch zwei weitere trophische Ebenen. Bei einer theoretischen Transfereffizienz von 10 % zwischen benachbarten trophischen Ebenen beträgt die Produktion von *C. albula* demnach nur 0,1 % der Primärproduktion. Die für den Breiten Luzin im Zeitraum von April bis Oktober bestimmte TTE von 0,3 % fügt sich daher vollkommen in das durch theoretische Modelle gezeigte Muster. Auch die anhand der Tagesproduktion der einzelnen Untersuchungstermine berechnete TTE entsprach mit einem Mittelwert von 0,2 % den erwarteten Werten. Im Stechlinsee konnte dagegen eine TTE von 1 % zwischen Primärproduktion und *C. albula*-Produktion ermittelt werden (SCHULZ et al. 2004). Davon ausgehend, dass dort zwischen Primärproduktion und Produktion von *C. albula* mit dem Zooplankton nur eine weitere trophische Ebene liegt, entsprach die TTE auch dort den theoretischen Annahmen.

Die TTE zwischen Zooplankton und *C. albula* im Zeitraum von April bis Oktober war mit 0,5 % etwas geringer als der erwartete Wert von 1 %. Die auf Basis der Tagesproduktionen der einzelnen Untersuchungstermine ermittelte TTE betrug jedoch im Mittel 1 %. Damit entsprach diese dem theoretischen Modell, wenn *M. relictus* als weitere trophische Ebene zwischen Zooplankton und *C. albula* angesehen wird. Im Juli, als die höchste Abundanz von

Copepoda und Cladocera im Breiten Luzin auftrat, war jedoch die TTE um eine Zehnerpotenz geringer als im April und Oktober. Dies erklärt sich vermutlich durch die sehr geringe Tagesproduktion von *C. albula* im Juli verglichen mit den beiden anderen Monaten (Abb. 3.37, Kapitel 3.2.4.1). Es wäre vielmehr ein stetiger Anstieg der Produktion über den Untersuchungszeitraum hin zu erwarten gewesen. Dieser Produktionsanstieg sollte vor allem durch das Schlüpfen der Larven und durch das Wachstum innerhalb der Altersstufen begründet sein. Der stattdessen beobachtete Produktionsrückgang im Juli ist möglicherweise auf methodische Probleme bei der Bestimmung der Populationsgröße zurückzuführen (Kapitel 4.1.5). Ein tatsächlicher Rückgang der Population durch z. B. verstärkten Fraßdruck piscivorer Fische, der hier vor allem die Altersstufen 1+ und 2+ beträfe (Abb. 3.37, Kapitel 3.2.4.1), erscheint eher unwahrscheinlich. Für beide Altersgruppen wurden im Oktober wieder höhere Abundanzen bestimmt. Die Einteilung der Altersklassen wurde jedoch anhand der Endlänge der Fische zum Jahresende ohne detaillierte Altersanalyse durchgeführt. Daher konnten nur geschätzte Angaben zur Abundanz der Altersklassen angegeben werden, wodurch intraspezifisch individuelle Unterschiede (SARVALA et al. 1998) nicht berücksichtigt wurden. Letztendlich würde eine höhere Tagesproduktion von *C. albula* im Juli auch zu einer höheren Gesamtproduktion im Zeitraum April bis Oktober führen. Dadurch könnte sich die auf Basis der Gesamtproduktion errechnete TTE nicht nur zwischen Zooplankton und *C. albula* erhöhen, sondern auch zwischen Primärproduktion und *C. albula* bzw. *M. relicta* und *C. albula*. Eine geringe TTE zwischen der Produktion von Zooplankton und *C. albula* kann aber auch damit zusammenhängen, dass die vorhandene Energie des Zooplanktons nicht ausreichend für die Fischproduktion genutzt wurde, da zusätzlich andere Beuteorganismen konsumiert wurden. Die hier durchgeführten Nahrungsuntersuchungen stellen nur Momentaufnahmen dar, wohingegen sich die Biomasse der Fische über einen längeren Zeitraum hin ausbildet. Außerdem zeigten einzelne Individuen spezifische Präferenzen in der Nahrungswahl, z. B. durch die exklusive Nutzung von *M. relicta* (Kapitel 3.2.1.2). Dadurch können die Anteile der jeweiligen Nahrungsgruppen stärker variieren, wodurch auch die tatsächliche TTE verändert wird. Aufgrund von zu geringen Fangzahlen konnte beispielsweise die genaue Produktion von *L. kindtii* und *B. longimanus* nicht ermittelt werden. Bei einer höheren Produktion dieser Organismen würde sich die TTE zwischen Zooplanktonproduktion und *C. albula* verringern.

Die Produktion von *M. relicta* in der Zeit von April bis Oktober war um etwa das Zehnfache niedriger als die entsprechende Produktion von *C. albula*. Daher erreichte die auf Basis der Gesamtproduktionen ermittelte TTE zwischen den beiden trophischen Ebenen mit 600 %

einen sehr hohen Wert. Die geringe Gesamtproduktion von *M. relicta* ist überwiegend auf den sehr niedrigen Wert im April zurückzuführen. Damit verbunden variierte auch die monatliche TTE von *M. relicta* zu *C. albula* sehr stark. Der Durchschnitt betrug hier 190 %, was hauptsächlich mit der sehr hohen TTE von 436 % im April zusammenhing (Tab. 3.9, Kapitel 3.2.4.2). Dies wiederum verdeutlicht eine starke Unterschätzung der Produktion von *M. relicta*. Gleichzeitig spielt hier auch die vermehrt positive Selektion und damit die hohe Nutzung von *M. relicta* durch *C. albula* eine entscheidende Rolle. Vermutlich lässt die Kombination dieser beiden Faktoren die TTE derart hoch erscheinen. Unter der Annahme, dass es sich bei *M. relicta* und *C. albula* um benachbarte trophische Ebenen handelt, spiegelte die Transfereffizienz im Juli mit einem Wert von 11 % das theoretische Modell adäquat wider. Hier ist allerdings zu berücksichtigen, dass die Produktion von *C. albula* im Juli vermutlich wegen einer methodischen Fehleinschätzung der Populationsgröße deutlich niedriger war als im April und Oktober, während die *M. relicta*-Produktion zu diesem Zeitpunkt einen hohen Wert erreichte. Im Oktober verdeutlicht die Transfereffizienz von 123 % erneut eine hohe Aufnahme von *M. relicta*. Generell passten hier die ermittelten Abundanzen von *M. relicta* und *C. albula* in das Muster der jeweiligen Populationsdynamik. Daher kommt die hohe TTE zwischen den beiden Ebenen offensichtlich eher durch eine tatsächlich erhöhte Nutzung von *M. relicta* durch *C. albula* zustande und spiegelt weniger eine Unterschätzung der Populationsstärke von *M. relicta* wider. Die hohen Zahlen verdeutlichen weiterhin, dass der Energietransfer zwischen *M. relicta* und *C. albula* sehr effizient ist. *M. relicta* ist somit von guter Futterqualität für die Fische, was generell auf ihren hohen Gehalt an hochungesättigten Fettsäuren zurückzuführen ist.

Insgesamt passt das theoretische Modell mit einer Transfereffizienz von 10 % zwischen benachbarten trophischen Ebenen sehr gut zu den Daten des Breiten Luzins. Deutlich wird dies beim Vergleich der Primärproduktion mit der Produktion von *C. albula*, aber auch zwischen Zooplankton und *C. albula* sowie teilweise zwischen *M. relicta* und *C. albula* (Abb. 4.5). Somit gehen im Breiten Luzin, wie auch in anderen pelagischen Nahrungsnetzen (ODUM 1957, PAULY & CHRISTENSEN 1995, SCHULZ et al. 2004), ungefähr 90 % der Energie von einer trophischen Ebene zur nächsten durch Respiration oder Ausscheidungen verloren. Für die Ebenen zwischen Primärproduktion und Produktion von *C. albula* im Breiten Luzin gab es jedoch teilweise Abweichungen von dieser generellen Annahme des Energietransfers. Dies wird besonders bei Betrachtung der Effizienz des Energietransfers zwischen Primär- und Zooplanktonproduktion sowie für die zwischen Primärproduktion und *M. relicta* und der zwischen Zooplanktonproduktion und *M. relicta* deutlich. Teilweise wich auch die TTE

zwischen *M. relicta* und *C. albula* vom theoretischen Modell ab. Es wird deutlich, dass die Beziehungen im Breiten Luzin weit komplizierter als im Modell sind. *M. relicta* nimmt in diesem Zusammenhang eine Schlüsselrolle ein, da durch sie zusätzliche Verbindungen zwischen den einzelnen Ebenen im Nahrungsnetz geschaffen werden.

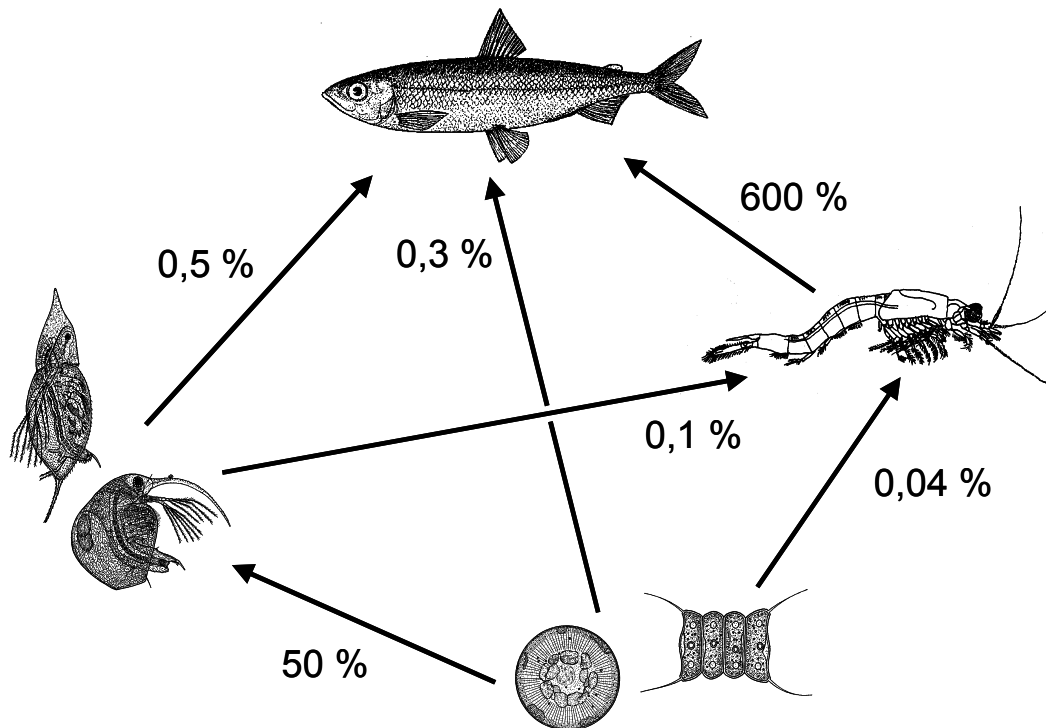


Abbildung 4.5 Trophische Transfereffizienz im pelagischen Nahrungsnetz des Breiten Luzin.

#### 4.2.6 Stellt *Mysis relicta* eine wichtige Komponente in der Ernährung von *Coregonus albula* dar und spiegelt sich dies auch im Fettsäuremuster von *C. albula* wider?

Durch die vorliegende Untersuchung wurde deutlich, dass *M. relicta* neben dem Zooplankton eine wesentliche Nahrungsgrundlage für *C. albula* darstellt. *C. albula* zeigte eine starke und grundsätzliche Präferenz für die Art. Der Biomasseanteil von *M. relicta* in der Nahrung von *C. albula* variierte allerdings in Abhängigkeit von den saisonalen Abundanzschwankungen der Art und der Verfügbarkeit anderer Beuteorganismen. So bildete *M. relicta* vor allem im Herbst sowie in größeren Wassertiefen hohe Anteile in der Nahrung von *C. albula* aus. In beiden Fällen war ihre Dichte im Vergleich zu der des Zooplanktons relativ hoch.

Die Fettsäurespektren aller untersuchten trophischen Ebenen wiesen große Ähnlichkeiten auf. Resultierend kann davon ausgegangen werden, dass Organismen höherer trophischer Niveaus das Fettsäuremuster ihrer Nahrung und damit das des jeweilig niedrigeren Niveaus annehmen. Die Fettsäurezusammensetzung von *M. relicta* unterschied sich daher kaum von der des Zooplanktons und wies kein spezifisches Muster auf. Somit spiegelte sich die Nutzung von *M.*

*relicta* auch nicht durch das Auftreten bestimmter Fettsäuren im Fettsäurespektrum bei *C. albula* wider. Der indirekte Nachweis der Nutzung von *M. relicta* durch *C. albula* anhand des Fettsäuremusters konnte daher nicht geführt werden. Letztendlich weist aber vermutlich der im Vergleich zum Zooplankton relativ niedrige spezifische Fettsäuregehalt von *C. albula* auf eine zusätzliche Aufnahme von *M. relicta* hin.

#### **4.2.7 Führen die Nutzung ähnlicher Beutespektren und der von *Mysis relicta* ausgeübte Fraßdruck auf das Zooplankton zur starken Nahrungskonkurrenz zwischen *M. relicta* und *Coregonus albula*?**

Die Nahrungsspektren und die Beutepräferenz von *M. relicta* und *C. albula* wiesen bezüglich des Zooplanktons starke Gemeinsamkeiten auf. Im gesamten Untersuchungszeitraum dominierten Copepoda die Ernährung. Im Sommer wurden zusätzlich verstärkt Cladocera konsumiert. Generell variierte die Zusammensetzung der Nahrung saisonal bedingt. Dabei wurden vor allem Organismen mit hoher Abundanz aufgenommen. Auch die Selektivität in der Nahrungswahl war überwiegend abhängig von der Beuteverfügbarkeit. Daneben traten bei *M. relicta* auch grundsätzliche Präferenzen für Cladocera auf.

Bei der Übertragung der in den Laborexperimenten ermittelten Prädationsraten auf die Situation im Freiland zeigte sich, dass *M. relicta* vermutlich einen starken Fraßdruck auf die Zooplanktongemeinschaft ausübt. Temporär kann die Art die 4-fache Menge der täglichen Zooplanktonproduktion aufnehmen. In Kombination mit der starken Überschneidung der Nahrungsspektren und der Beutepräferenz führt dies zu einer starken Konkurrenz zwischen *M. relicta* und *C. albula*.

#### **4.2.8 Hat *Mysis relicta* wesentliche Auswirkungen auf den Energietransfer zwischen den verschiedenen trophischen Ebenen im Nahrungsnetz?**

Die trophische Transfereffizienz im Nahrungsnetz des Breiten Luzins stimmte beim Vergleich der niedrigsten und der höchsten betrachteten trophischen Ebene grundsätzlich mit dem allgemein angenommenen theoretischen Modell überein. Für zwischengeschaltete Ebenen ergaben sich aber auch Abweichungen von den modellhaften Annahmen des Energietransfers. Dadurch werden vielfältigere Verknüpfungen innerhalb des Nahrungsnetzes deutlich. In diesem Zusammenhang nimmt *M. relicta* eine entscheidende Position ein. Die Art stellt aufgrund ihrer omnivoren Ernährungsweise kein eigenständiges trophisches Niveau dar. Außerdem ist sie neben dem Zooplankton eine bedeutende Nahrungsquelle für *C. albula*. Somit schafft *M. relicta* zusätzliche Verbindungen zwischen allen betrachteten trophischen Ebenen und hat dadurch einen großen Einfluss auf den Energietransfer im Nahrungsnetz.

### 4.3 Zusammenfassende Diskussion: Auswirkungen von *Mysis relicta* als Prädator und Beuteorganismus im Nahrungsnetz des Breiten Luzins

*M. relicta* stellt eine zusätzliche und wichtige Komponente in der Ernährung von *C. albula* im Breiten Luzin dar und wurde im gesamten Untersuchungszeitraum stark positiv selektiert. Ihr Biomasseanteil in der Ernährung unterlag jedoch auch Veränderungen. So kam *M. relicta* vor allem dann mit großen Anteilen in den Mägen von *C. albula* vor, wenn ihre Abundanz im Gewässer hoch war und besonders bei gleichzeitig geringer Dichte an zooplanktischen Nahrungsorganismen. Zum einen war dies in tieferen Bereichen des Sees der Fall, in denen das Zooplankton weniger zur Verfügung stand. Zum anderen wurde *M. relicta* besonders im Herbst verstärkt von *C. albula* konsumiert, wo die Verfügbarkeit des Zooplanktons saisonal bedingt zurückging, *M. relicta* aber noch hohe Abundanzen im Gewässer aufwies. In beiden Fällen konnte *C. albula* auf eine gut entwickelte Population von *M. relicta* als Nahrungsquelle zurückgreifen und so von ihrem Vorkommen profitieren. *M. relicta* ist daher vermutlich einem starken Prädationsdruck durch *C. albula* ausgesetzt. Zusätzlich ist im Herbst die Mehrzahl der Weibchen von *M. relicta* eiertragend. Erhöhter Prädationsdruck durch *C. albula* in dieser Zeit kann demzufolge nicht nur die existierende Population von *M. relicta* erheblich dezimieren, sondern auch die Bestandsgröße des nächsten Jahrgangs beeinflussen.

Die hohe Nutzung von *M. relicta* kann auf die ähnlichen diurnalen Verteilungsmuster beider Arten zurückgeführt werden. *M. relicta* stand dadurch als Beuteorganismus für *C. albula* bestmöglich zur Verfügung. Besonders nachts ergaben sich starke räumliche Überlappungen beider Populationen. Grundsätzlich bestätigte sich dieses Bild auch während des Tages, es kam hier aber teilweise auch zu Abweichungen im Verteilungsmuster beider Arten. Während geringere Anteile der Population von *C. albula* auch in der oberen Wassersäule nachgewiesen werden konnten, hielt sich *M. relicta* vorwiegend in Bodennähe auf.

Auch in anderen Untersuchungen wurde *M. relicta* als wichtiger Nahrungsorganismus für Fische erkannt (MORGAN et al. 1978, GROSSNICKLE 1982, ARNDT et al. 1989, CABANA & RASMUSSEN 1994, STAFFORD et al. 2002). Dabei ist die Art nicht nur aufgrund ihrer Größe eine gute Nahrungsgrundlage, sie hat auch einen hohen Energiegehalt. *M. relicta* enthält hohe Anteile an Lipiden, die während des Wachstums akkumuliert werden (ADARE & LASENBY 1994) und damit ein wichtiges Energiereservoir darstellen (ARTS 1999).

Abgesehen von ihrer Rolle als Nahrungsorganismus für planktivore Fische ist *M. relicta* selbst ein wichtiger Konsument im Nahrungsnetz. Die Art kann sich mit ihrer omnivoren Ernährungsweise hervorragend an die Nahrungsbedingungen im Breiten Luzin anpassen. Sie nahm sowohl Vertreter des Phytoplanktons als auch des Zooplanktons auf. Dabei wurden in



der Regel die Organismen verstärkt konsumiert, die im Jahresverlauf hohe Dichten im Gewässer aufwiesen. Saisonale Abundanzschwankungen der Beuteorganismen führten daher auch zu Veränderungen in der Nahrungszusammensetzung von *M. relicta*. Demgegenüber konnte jedoch eine generelle Präferenz für Cladocera gezeigt werden, die infolgedessen vermutlich einem besonderen Fraßdruck ausgesetzt sind. Auch aus den *in vitro* ermittelten Ingestionsraten kann abgeleitet werden, dass *M. relicta* im Sommer und Herbst einen hohen Fraßdruck auf die Zooplanktonpopulation des Breiten Luzins ausübt. Besonders im Herbst, wenn eine relativ hohe Abundanz von *M. relicta* und eine niedrige Zooplanktondichte zusammentreffen, kann *M. relicta* in etwa das 4-fache der täglichen Produktion des Zooplanktons aufnehmen. Eine deutliche Reduzierung der täglichen Zooplanktonpopulation durch die Ernährung von *M. relicta* wurde auch von JOHANNSSON et al. (1994) im Lake Ontario nachgewiesen. Durch die hohen Ingestionsraten in Kombination mit einer selektiven Nahrungsaufnahme kann *M. relicta* außerdem einen starken Fraßdruck auf einzelne Arten des Zooplanktons ausüben. Es bleibt festzuhalten, dass *M. relicta* als Prädator temporär eine wichtige Rolle im Nahrungsnetz des Breiten Luzins einnimmt. Zusätzlich kann es durch die gemeinsame Nutzung des Phytoplanktons zu Nahrungskonkurrenz zwischen dem herbivoren Zooplankton und *M. relicta* kommen, was sich wiederum indirekt auf die Population des Zooplanktons auswirkt. Es wird deutlich, dass *M. relicta* damit einen Nahrungskonkurrenten für andere planktivore Organismen im Gewässerökosystem darstellt. In gesteigertem Maße trifft dies für *C. albula* zu, da sich deren Nahrungsspektrum und Beutepräferenz in Bezug auf das Zooplankton weitestgehend mit dem von *M. relicta* überschneidet (Abb. 4.6).

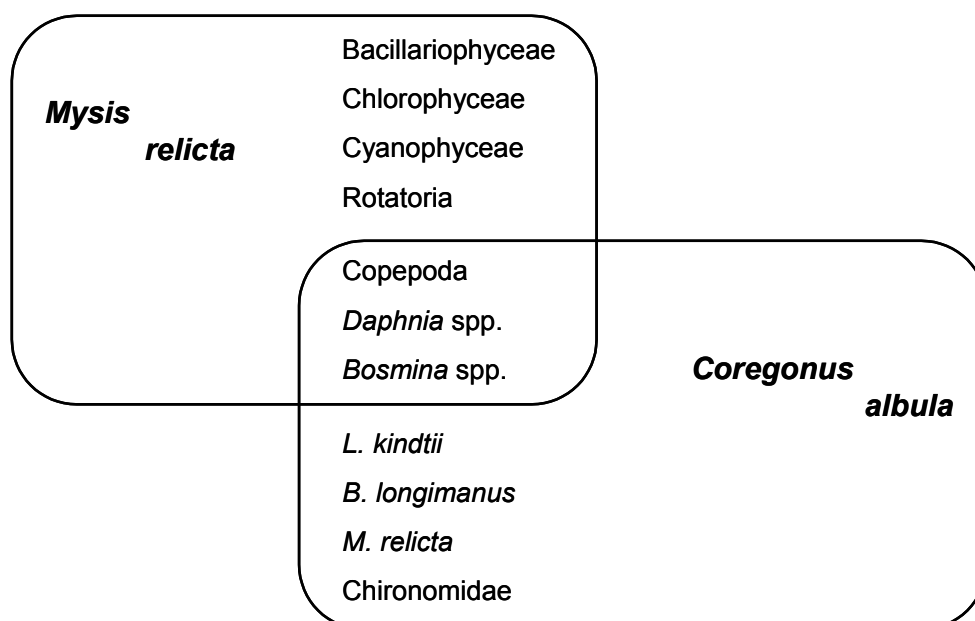


Abbildung 4.6 Nahrungsspektren von *M. relicta* und *C. albula*.

Dass das Vorhandensein von *M. relicta* nicht ausschließlich positive energetische Effekte auf zooplanktivore Fischgemeinschaften nach sich trägt, ist auch aus anderen Gewässern bekannt. Um den Fischereiertrag zu steigern, wurden viele Seen Nordamerikas und Skandinaviens mit *M. relicta* besetzt. In den meisten Fällen führte dies aber nicht zur gewünschten Steigerung der Fischproduktion, es kam sogar zu dramatischen Einbrüchen bei Fängen der planktivoren Zielfischarten (MORGAN et al. 1978, SPENCER et al. 1991, LANGELAND et al. 1991). Durch den Fraßdruck von *M. relicta* kam es zu weitreichenden Änderungen in der Gemeinschaft des Zooplanktons, besonders zu einem starken Rückgang der Cladocera (RIEMAN & FALTER 1981, LANGELAND 1981, 1988, NERO & SPRULES 1986, SPENCER et al. 1999). CHIPPS & BENNETT (2000) berichteten sogar von einer viermal höheren Aufnahme des Zooplanktons durch *M. relicta*, verglichen mit der durch planktivore Fische. Allerdings stellten ALMOND et al. (1996) fest, dass *M. relicta* im Vergleich zu planktivoren Fischen vermehrt kleineres Zooplankton konsumiert. Insgesamt wurde jedoch ein starker Einfluss auf die Strukturierung der gesamten Gemeinschaft des Zooplanktons durch die Ernährung von *M. relicta* nachgewiesen (NERO & SPRULES 1986). Die durch den Besatz von *M. relicta* verursachte Reduzierung der Zooplanktonpopulation bedeutete für die planktivoren Fischarten dieser Gewässer einen Verlust ihrer Hauptnahrungsgrundlage. Dies konnte auch durch die Nutzung von *M. relicta* als zusätzliche Nahrungsquelle nicht kompensiert werden. Aufgrund ihrer diurnalen Vertikalwanderung stand *M. relicta* den Fischen als Beute oft nicht ausreichend zur Verfügung, da sich keine Habitatüberlappungen ergaben (SPENCER et al. 1991). *M. relicta* stellte somit in vielen Fällen weniger eine zusätzliche Nahrungsquelle für die planktivoren Fischarten dar, sondern einen starken Nahrungskonkurrenten.

In Bezug auf die trophischen Interaktionen zu *C. albula* nimmt *M. relicta* eine Doppelrolle ein, da sie einerseits eine zusätzliche Nahrungsquelle für *C. albula* ist, andererseits aber auch als Nahrungskonkurrent auftritt. Mit Blick auf das gesamte pelagische Nahrungsnetz wird deutlich, dass *M. relicta* sowohl einen top-down als auch einen bottom-up Regulator im Nahrungsnetz darstellt. Als Räuber hat sie Auswirkungen auf die niedrigeren trophischen Niveaus und als Beute oder Nahrungskonkurrent beeinflusst sie die höheren trophischen Ebenen. Damit schafft *M. relicta* vielfältige Verbindungen zwischen den verschiedenen trophischen Ebenen und nimmt eine Schlüsselstellung im Energietransfer ein. Daher ist das Vorkommen von *M. relicta* für die Beziehungen im Nahrungsnetz des Breiten Luzin von besonderer Bedeutung.

#### 4.4 Schlussfolgerung

Zielstellung der vorliegenden Dissertation war die Charakterisierung der Stellung von *M. relicta* im pelagischen Nahrungsnetz des Breiten Luzins unter besonderer Berücksichtigung ihrer trophischen Beziehung zu *C. albula*. In Abhängigkeit vom trophischen Zustand der Gewässer wurden dabei zunächst die aktuelle Verbreitung und Abundanz von *M. relicta* im Untersuchungsgebiet dargestellt. Dem schlossen sich Betrachtungen der räumlich-zeitlichen Verteilung und der Populationsökologie der Art im Breiten Luzin an. Außerdem erfolgten Untersuchungen zum Bestand und zur vertikalen Verteilung von *C. albula* und dem Zooplankton im Breiten Luzin. Für die Darstellung trophischer Interaktionen zwischen *M. relicta* und *C. albula* wurden Analysen zur Nahrungszusammensetzung und Selektivität bei der Nahrungswahl durchgeführt. Ergänzend wurden die *in vitro* Aufnahmeraten verschiedener Nahrungsorganismen durch *M. relicta* ermittelt und deren mögliche Auswirkung auf die Situation im natürlichen Habitat diskutiert. Ferner erfolgte eine Analyse der Fettsäuremuster von Organismen unterschiedlicher trophischer Ebenen im Nahrungsnetz des Breiten Luzins. Quantitative Beziehungen im pelagischen Nahrungsnetz wurden durch die Betrachtung der Effizienz des Energietransfers zwischen den einzelnen trophischen Ebenen verdeutlicht.

Anhand der Untersuchungen können folgende Aussagen getroffen bzw. Schlussfolgerungen gezogen werden:

1. Die positiven Veränderungen der trophischen Situation der Feldberger Seen, insbesondere belegt durch die Abnahme des Gesamtphosphorgehalts in der Wassersäule und die Zunahme der Sauerstoffkonzentration im Hypolimnion, führten zu einem Populationsanstieg und einer Wiederausbreitung von *M. relicta*.
2. Die Bestandsgröße von *M. relicta* im Breiten Luzin ist vergleichbar mit natürlich reproduzierenden Populationen anderer Gewässer. Auch die räumlich-zeitliche Verteilung und die Populationsdynamik der Art entspricht im Wesentlichen dem auch in anderen Seen vorgefundenen Muster.
3. Durch ähnliche Verteilungsmuster von *M. relicta* und *C. albula* kommt es zu einer starken räumlichen Überlappung beider Populationen. Demzufolge steht *M. relicta* als Beuteorganismus für *C. albula* stets potentiell zur Verfügung.
4. Durch ihre omnivore Ernährungsweise kann sich *M. relicta* hervorragend an die Bedingungen im Breiten Luzin anpassen und stellt sowohl einen Primär- als auch Sekundärkonsumenten im Nahrungsnetz dar. Neben der überwiegenden Nutzung der Organismen mit hohen Dichten im Gewässer zeigte *M. relicta* auch eine generelle Präferenz für Cladocera.

5. Die Übertragung der *in vitro* ermittelten Ingestionsraten auf die Situation im Breiten Luzin verdeutlicht, dass *M. relicta* im Sommer und Herbst einen hohen Fraßdruck auf das Zooplankton ausüben kann und sie somit einen bedeutenden Zooplanktonprädator im Nahrungsnetz des Breiten Luzins darstellt.
6. *M. relicta* ist neben dem Zooplankton ein wichtiger Nahrungsorganismus für *C. albula*. Sie wurde im gesamten Untersuchungszeitraum durch *C. albula* stark positiv selektiert und bildete insbesondere bei geringem Angebot an zooplanktischen Beuteorganismen hohe Anteile in der Nahrung der Fische aus.
7. *M. relicta* nimmt eine Doppelrolle im Nahrungsnetz des Breiten Luzins ein. Einerseits stellt sie für *C. albula* eine zusätzliche Nahrungsquelle dar. Andererseits ist *M. relicta* aufgrund der Nutzung eines ähnlichen Nahrungsspektrums und gleichartiger Beutepräferenzen ein starker Nahrungskonkurrent für *C. albula*.
8. Die Fettsäurezusammensetzung der Organismen aller betrachteten trophischen Ebenen wies große Ähnlichkeiten auf. Daher wird davon ausgegangen, dass die Organismen höherer trophischer Niveaus das Fettsäuremuster ihrer jeweiligen Nahrung und somit das der entsprechend niedrigeren trophischen Ebene annehmen.
9. Das Fettsäuremuster von *M. relicta* zeigte im Vergleich zu den übrigen Nahrungsorganismen von *C. albula* kaum Unterschiede auf. Der indirekte Nachweis der Nutzung der Art durch *C. albula* anhand der Fettsäuremuster konnte daher nicht geführt werden. Allerdings lässt der im Vergleich zum Zooplankton relativ niedrige spezifische Fettsäuregehalt von *C. albula* eine Aufnahme von *M. relicta* vermuten.
10. *M. relicta* nimmt eine Schlüsselrolle im Energietransfer des Nahrungsnetzes ein, da durch ihre Existenz zusätzliche Verbindungen zwischen den einzelnen trophischen Niveaus entstehen. Sie beeinflusst durch ihre omnivore Ernährungsweise jeweils angrenzende trophische Ebenen mit schwer vorhersagbaren Rückkopplungen und stellt außerdem eine zusätzliche Nahrungsquelle für planktivore Organismen im Gewässer dar.

## Literaturverzeichnis

- ADARE, K. I. & LASENBY, D. C. (1994): Seasonal changes in the total lipid content of the opossum shrimp, *Mysis relicta* (Malacostraca: Mysidacea). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51: 1935-1941.
- ADRIAN, R. & SCHNEIDER-OLT, B. (1999): Top-down effects of crustacean zooplankton on pelagic microorganisms in a mesotrophic lake. J. Plankton Res. 21: 2175-2190.
- ÅGREN, J., MUJE, P., HÄNNINEN, O., HERRANEN, J. & PENTTILÄ, I. (1987): Seasonal variations of lipid fatty acids of boreal freshwater fish species. Comp. Biochem. Physiol. 88B: 905-909.
- AHLGREN, G., CARLSTEIN, M. & GUSTAFSSON, I. B. (1999): Effects of natural and commercial diets on the fatty acid content of European grayling. J. Fish. Biol. 55: 1142-1155.
- AHLGREN, G., GOEDKOOP, W., MARKENSTEN, H., SONESTEN, L. & BOBERG, M. (1997): Seasonal variations in food quality for pelagic and benthic invertebrates in Lake Erken – the role of fatty acids. Freshw. Biol. 38: 555-570.
- AHLGREN, G., SONESTEN, L., BOBERG, M. & GUSTAFSSON I.-B. (1996): Fatty acid content of some freshwater fish in lakes of different trophic levels – a bottom up effect? Ecol. Freshw. Fish 5: 15-27.
- AHLGREN, G., GUSTAFSSON, I.-B. & BOBERG, M. (1992): Fatty acid content and chemical composition of freshwater microalgae. J. Phycol. 28: 37-50.
- ALMOND, M. J. R., BENTZEN, E. & TAYLOR, W. D. (1996): Size structure and species composition of plankton communities in deep Ontario lakes with and without *Mysis relicta* and planktivorous fish. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53: 315-325.
- ANWAND, K., VALENTIN, M. & MEHNER, T. (2003): Species composition, growth and feeding ecology of fish community in Lake Stechlin – an overview. Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 58: 237-246.
- APPENZELLER, A. R. (1998): Seasonal variability patterns of acoustic estimates of fish biomass and fish size in a lake dominated by coregonids (Lake Constance). Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 50: 227-236.
- ARNDT, H., WATERSTRAAT, A., FRANKE, D. & LENSCHOW, U. (1989): Kurze Mitteilung über die Nahrung der Kleinen Maräne (*Coregonus albula* L.) während eines Frühjahrsaspektes im Breiten Luzin (Mecklenburg). Fischerei-Forschung Rostock 27: 42-45.
- ARNOLD, D. E. (1971): Ingestion, assimilation, survival, and reproduction by *Daphnia pulex* fed seven species of blue-green algae. Limnol. Oceanogr. 16: 906-920.
- ARTS, M. (1999): Lipids in freshwater zooplankton: Selected ecological and physiological aspects. In: ARTS, M. T. & WAINMAN, B. C. (eds.): Lipids in freshwater ecosystems. Springer Verlag, New York.
- BAGGE, P., LIIMATAINEN H.-M. & LILJANIEMI, P. (1996): Comparison of sampling methods for semipelagic animals in two deep basins of Lake Saimaa. Hydrobiologia 322: 293-300.
- BARATA, C., HONTORIA, F. & AMAT, F. (1996): Estimation of the biomass production of *Artemia* with regards to its use in aquaculture: temperature and strain effects. Aquaculture 142: 171-189.
- BEETON, A. M. (1960): The vertical migration of *Mysis relicta* in Lakes Huron and Michigan. J. Fish. Res. Board Can. 17: 517-539.
- BEETON, A. M. & GANNON, J. E. (1991): Effect of environment on reproduction and growth of *Mysis relicta*. Am. Fish. Soc. Symposium 9: 144-148.
- BEETON, A. M. & BOWERS, J. A. (1982): Vertical migration of *Mysis relicta* LOVÉN. Hydrobiologia 93: 53-61.
- BEETON, A. M. & MOFFETT, J. W. (1964): Lake Michigan chemical data, 1954-55, 1960-61. U. S. Fish and Wildlife Service Data Report 6. Washington, DC, USA.

- BEETON, A. M. & CHANDLER, D. D. (1963): The St. Lawrence Great Lakes. In: FREY, D. G. (ed.): Limnology in North America. University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin.
- BERRILL, M. & LASENBY, D. C. (1983): Life cycles of the freshwater mysid schrimp *Mysis relicta* reared at two temperatures. Trans. Am. Fish. Soc. 112: 551-555.
- BOËCHAT, I. G. (2005): Biochemical composition of protists: Dependency on diet and trophic mode and consequences for their nutritional quality. Dissertation, Humboldt-Universität zu Berlin.
- BOTTRELL, H. H., DUNCAN, A., GLIWICZ, Z. M., GRYGIEREK, E., HERZIG, A., HILLBRICHT-ILKOWSKA, A., KURASAWA, H., LARSSON, P. & WEGLENSKA, T. (1976): A review of some problems in zooplankton production studies. Norweg. J. Zool. 24: 419-456.
- BOWERS, J. A. & VANDERPLOEG, H. A. (1982): *In situ* predatory behaviour of *Mysis relicta* in Lake Michigan. Hydrobiologia 93: 121-131.
- BOWERS, J. A. & GROSSNICKLE, N. E. (1978): The herbivorous habits of *Mysis relicta* in Lake Michigan. Limnol. Oceanogr. 23: 767-776.
- BOYD, J. D. (1980): Metalimnic oxygen minima in Lake Ontario, 1972. J. Great Lakes Res., Internat. Assoc. Great Lakes Res. 6: 95-100.
- BRETT, M. T. & MÜLLER-NAVARRA, D. C. (1997): The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic foodweb processes. Freshw. Biol. 38: 483-499.
- CABANA, G. & RASMUSSEN, J. B. (1994): Modelling food chain structure and bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. Nature 372: 255-257.
- CARPENTER, S. R., KITCHELL, J. F., HODGSON, J. R., COCHRAN, P. A., ELSER, M. M., LODGE, D. M., KRETSCHMER, D. & HE, X. (1987): Regulation of primary productivity by food web structure. Ecology 68: 1863-1967.
- CARPENTER, S. R., KITCHELL, J. F. & HODGSON, J. R. (1985): Cascading trophic interactions and lake productivity. Bioscience 35: 634-638.
- CARRICK, H., BARBIERO, R. P. & TUCHMAN, M. (2001): Variation in Lake Michigan plankton: temporal, spatial, and historical trends. J. Great Lakes Res. 27: 467-485.
- CASPER, S. J. (Hrsg.) (1985): Lake Stechlin – A temperate oligotrophic lake. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Boston, Lancaster.
- CHIGBU, P. & SIBLEY T. H. (1994): Predation by *Neomysis mercedis*: effects of temperature, *Daphnia magna* size and prey density on ingestion rate and selectivity. Freshw. Biol. 32: 39-48.
- CHIPPS, S. R. & BENNETT, D. H. (2000): Zooplanktivory and nutrient regeneration by invertebrate (*Mysis relicta*) and vertebrate (*Oncorhynchus nerka*) planktivores: implications for trophic interactions in oligotrophic lakes. Trans Am. Fish. Soc. 129: 569-583.
- COOPER, S. D. & GOLDMAN, C. R. (1980): Opossum shrimp (*Mysis relicta*) predation on zooplankton. Can J. Fish. Aquat. Sci. 37: 909-919.
- CULVER, D. A., BOUCHERLE, M. M., BEAN, D. J. & FLETCHER, J. W. (1985): Biomass of freshwater crustacean zooplankton from length-weight regressions. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 1380-1390.
- DABROWSKI, K. R. (1982): Reproductive cycle of vendace (*Coregonus albula* L.) in relation to some chemical and biochemical changes in body. Hydrobiologia 94: 3-15.
- DAHL-HANSEN, G. A., RUHBACH, S. H. & KLEMETSEN, A. (1994): Selective predation by pelagic arctic char on crustacean plankton in Takvatn, Northern Norway, before and after mass removal of arctic char. Trans. Am. Fish. Soc. 123: 385-394.
- DEGRAEVE, G. M. & REYNOLDS, J. B. (1975): Feeding behaviour and temperature and light tolerance of *Mysis relicta* in the laboratory. Trans. Am. Fish. Soc. 104: 394-397.
- DEMBINSKI, W. (1971): Vertical distribution of vendace *Coregonus albula* L. and other pelagic fish species in some Polish lakes. J. Fish. Biol. 3: 341-357.

- DEMOTT, W. R. (1988): Discrimination between algae and artificial particles by freshwater and marine copepods. *Limnol. Oceanogr.* 33: 397-408.
- DEMOTT, W. R. & MÜLLER-NAVARRA, D. C. (1997): The importance of highly unsaturated fatty acids in zooplankton nutrition: evidence from experiments with *Daphnia*, a cyanobacterium and lipid emulsions. *Freshw. Biol.* 38: 649-664.
- DEMOTT, W. R., ZHANG, Q. & CARMICHAEL, W. W. (1991): Effects of toxic cyanobacteria and purified toxins on the survival and feeding of a copepod and three species of *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* 36: 1346-1357.
- DITTRICH, M. & KOSCHEL, R. (2002): Interactions between calcite precipitation (natural and artificial) and phosphorus cycle in the hardwater lake. *Hydrobiologia* 469: 49-57.
- DRENNER, R. W. & MCCOMAS, S. R. (1978): The roles of zooplankton escape ability and size selectivity in the selective feeding and impact of planktivorous fish. In: KERFOOT, W. C. (ed.): *Evolution and ecology of zooplankton communities*. University press of New England, London, 587-593.
- ENGSTRÖM, J., VIHARLUOTO, M. & VIITASALO, M. (2001): Effects of toxic and non-toxic cyanobacteria on grazing, zooplanktivory and survival of the mysid shrimp *Mysis mixta*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 257: 269-280.
- ENZ, C. A., BÜRGI, H. R., STÖSSEL, F. & MÜLLER, R. (2001): Food preference of adult whitefish in eutrophic Lake Hallwil (Switzerland), and the question of cannibalism. *Arch. Hydrobiol.* 152: 81-98.
- FOLCH, J., LEES, M. & SLOANE STANLEY, G. H. (1957): A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. Biol. Chem.* 226: 497-509.
- FOLT, C. L., RYBOCK, J. T. & GOLDMAN, C. R. (1982): The effect of prey composition and abundance on the predation rate and selectivity of *M. relicta*. *Hydrobiologia* 93: 133-143.
- GAEDKE, U. (1998): The response of the pelagic food web to re-oligotrophication of a large and deep lake (L. Constance): evidence for scale-dependent hierarchical patterns. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 53: 317-333.
- GAULD, D. T. (1951): The grazing rate of planktonic copepods. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 29: 695-706.
- GOROKHOVA, E. & HANSSON, S. (1997): Effects of experimental conditions on the feeding rate of *Mysis mixta* (Crustacea, Mysidacea). *Hydrobiologia* 355: 167-172.
- GRAY, C. G., NEILSON, M., JOHANNSON, O., FITZSIMMONS, J., MILLARD, S. & DERMOTT, R. (1994): Lake Ontario. In: ALLAN, R. J., DICKMAN, M., GRAY, C. B. & CROMIE, V. (eds.): *The book of Canadian lakes*. Canadian Association on Water Quality, Monograph Series 3: 14-36.
- GROSSNICKLE, N. E. (1982): Feeding habits of *Mysis relicta* – an overview. *Hydrobiologia* 93: 101-107.
- GROSSNICKLE, N. E. (1979): Nocturnal feeding patterns of *Mysis relicta* in Lake Michigan, based on gut content fluorescence. *Limnol. Oceanogr.* 24: 777-780.
- GROSSNICKLE, N. E. & MORGAN, M. D. (1979): Density estimates of *Mysis relicta* in Lake Michigan. *J. Fish. Res. Board Can.* 36: 694-698.
- GOULDEN, C. E. & PLACE, A. R. (1990): Fatty acid synthesis and accumulation rates in Daphnids. *J. Exp. Zool.* 256: 168-178.
- HALL, S. R., PAULIUKONIS, N. K., MILLS, E. L., RUDSTAM, L. G., SCHNEIDER, C. P., LARY, S. J. & ARRHENIUS, F. (2003): A comparison of total phosphorus, chlorophyll *a*, and zooplankton in embayment, nearshore, and offshore habitats of Lake Ontario. *J. Great. Lakes Res.* 29: 54-69.
- HAMRIN, S. F. (1986): Vertical distribution and habitat partitioning between different size classes of vendace, *Coregonus albula*, in thermally stratified lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1617-1625.

- HAMRIN, S. F. (1983): The food preference of vendace (*Coregonus albula*) in South Swedish forest lakes including the predation effect on zooplankton populations. *Hydrobiologia* 101: 121-128.
- HANEY, J. F. & HALL, D. J. (1973): Sugar-coated *Daphnia*: A preservation technique for Cladocera. *Limnol. Oceanogr.* 18: 331-333.
- HAWKINS, P. & LAMPERT, W. (1989): The effect of *Daphnia* body size on filtering rate inhibition in the presence of a filamentous cyanobacterium. *Limnol. Oceanogr.* 34: 1084-1089.
- HOLLING, C. S. (1959): The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *Can. Ent.* 91: 293-320.
- HORPPILA, J., LILJENDAHL-NURMINEN, A., MALINEN, T., SALONEN, M., TUOMAALA, A., UUSITALO, L. & VINNI, M. (2003): *Mysis relicta* in a eutrophic lake: Consequences of obligatory habitat shifts. *Limnol. Oceanogr.* 48: 1214-1222.
- JACOBS, J. (1974): Quantitative measurement of food selection. *Oecologia* 14: 413-417.
- JANSSEN, J. (1980) Alewives (*Alosa pseudoharengus*) and ciscoes (*Coregonus artedii*) as selective and non-selective planktivores. In: KERFOOT, W. C. (ed.): *Evolution and ecology of zooplankton communities*. University Press of New England, Hanover, 580-586.
- JANSSEN, J. & BRANDT, S. B. (1980): Feeding ecology and vertical migration of adult alewives (*Alosa pseudoharengus*) in Lake Michigan. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 177-184.
- JOHANSSON, O. E. (1995): Response to *Mysis relicta* population dynamics and productivity to spatial and seasonal gradients in Lake Ontario. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 1509-1522.
- JOHANSSON, O. (1992): Life history and productivity of *Mysis relicta* in Lake Ontario. *J. Great Lakes Res.* 18: 154-168.
- JOHANSSON, O. E., LEGGETT, M. F., RUDSTAM, L. G., SERVOS, M. R., MOHAMMEDIAN, M. A., GAL, G., DERMOTT, R. M. & HESSLEIN, R. H. (2001): Diet of *Mysis relicta* in Lake Ontario as revealed by stable isotope and gut content analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 1975-1986.
- JOHANSSON, O. E., RUDSTAM, L. G. & LASENBY, D. C. (1994): *Mysis relicta*: assessment of metalimnic feeding and implications for competition with fish in lakes Ontario and Michigan. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 2591-2602.
- JOHANSSON, O. E. & O'GORMAN, R. (1991): Roles of predation, food, and temperature in structuring the epilimnetic zooplankton populations in Lake Ontario, 1981-1986. *Trans. Am. Fish. Soc.* 120: 193-208.
- JÜTTNER, F., LEONARD, J. & MÖHREN, S. (1983): Environmental factors affecting the formation of mesityloxide, dimethylallylic alcohol and other volatile compounds excreted by *Anabaena cylindric*. *J. Gen. Microbiol.* 129: 407-412.
- JURVELIUS, J. (1991): Distribution and density of pelagic fish stocks, especially vendace (*Coregonus albula* (L.)), monitored by hydroacoustics in shallow and deep southern boreal lakes. *Finnish Fish. Res.* 12: 45-63.
- KAESTNER, A. (1959): *Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Teil 1: Wirbellose*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- KAINZ, M., ARTS, M. T. & MAZUNDER, A. (2004): Essential fatty acids in the planktonic food web and their ecological role for higher trophic levels. *Limnol. Oceanogr.* 49: 1784-1793.
- KASPRZAK, P., VYHNÁLEK, V. & STRAŠKRABA, M. (1986): Feeding and food selection in *Daphnia pulicaria* (Crustacea: Cladocera). *Limnologica* 17: 309-323.
- KASPRZAK, P. (1984): Bestimmung des Körperkohlenstoffs von Planktoncrustaceen. *Limnologica* 15: 191-194.
- KJELLBERG, G., HESSEN, D. O. & NILSEN, J. P. (1991): Life history, growth and production of *Mysis relicta* in the large, fiord-type Lake Mjøsa, Norway. *Freshw. Biol.* 26: 165-173.



- KOLBER, Z. & FALKOWSKI, P. G. (1993): Use of active fluorescence to estimate phytoplankton photosynthesis in situ. *Limnol. Oceanogr.* 38: 1646-1665.
- KOSCHEL, R. (1987): Grundlagen zum Stoffhaushalt geschichteter Seen. Nährstoffhaushalt, Primärproduktion des Phytoplanktons und trophischer Status von Seen des Stechlinsee- und Feldberger Seengebietes und des Tollensesees. Dissertation, TU Dresden.
- KOSCHEL, R. (1985): The primary production of the phytoplankton. In: CASPER, S. J. (ed.): Lake Stechlin - A temperate oligotrophic lake. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Boston, Lancaster.
- KOSCHEL, R. H., DITTRICH, M., CASPER, P., HEISER, A. & ROSSBERG, R. (2001): Induced hypolimnetic calcite precipitation – ecotechnology for restoration of stratified eutrophic hardwater lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 27: 3644-3649.
- KOSCHEL, R. & KASPRZAK, P. (1994): Der Tollensesee - Gewässerökologie, Umweltschutz, Wasser- und Fischereiwirtschaft. Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei im Forschungsverbund Berlin e. V. und Staatliches Amt für Umwelt und Natur Neubrandenburg.
- KOSCHEL, R., KRAUSCH, H. D., BRINKMAN, P. E. & PÄCHNATZ, M. (1985): Das Feldberger Seengebiet. *Natur und Umwelt im Bezirk Neubrandenburg* 3: 1-96.
- LACROIX, G., LESCHER-MOUTOUÉ, F. & BERTOLO, A. (1999): Biomass and production of plankton in shallow and deep lakes: are there general patterns? *Ann. Limnol.* 35: 111-122.
- LAMPERT, W. (1988): The relationship between zooplankton biomass and Grazing: A review. *Limnologica* 19: 11-20.
- LAMPERT, W. & SOMMER, U. (1999): *Limnoökologie*. Thieme Verlag, Stuttgart.
- LANGELAND, A. (1988): Decreased zooplankton density in a mountain lake resulting from predation by recently introduced *Mysis relicta*. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 419-429.
- LANGELAND, A. (1981): Decreased zooplankton density in two Norwegian lakes caused by predation of recently introduced *Mysis relicta*. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 21: 926-937.
- LANGELAND, A., KOKSVIK, J. I. AND NYDAL, J. (1991): Impact of the introduction of *Mysis relicta* on the zooplankton and fish populations in a Norwegian lake. *Trans. Am. Fish. Soc. Symp.* 9: 98-114.
- LASENBY, D. C., NORTHCOLE, T. G. & FÜRST, M. (1986): Theory, practice, and effects of *M. relicta* introductions to North America and Scandinavian lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1277-1284.
- LASENBY, D. C. & LANGFORD, R. R. (1973): Feeding and assimilation of *Mysis relicta*. *Limnol. Oceanogr.* 18: 280-285.
- LATJA, R. & SALONEN, K. (1978): Carbon analysis for the determination of individual biomasses of planktonic animals. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20: 2556-2560.
- LAWA – LÄNDERARBEITSGEMEINSCHAFT WASSER (1998): Gewässerbewertung – stehende Gewässer: Richtlinie für die Bewertung trophischer Kriterien.
- LAZZARO, X. (1987): A review of planktivorous fishes: Their evolution, feeding behaviours, selectivities, and impacts. *Hydrobiologia* 146: 97-167.
- LEHMAN, J. T., BOWERS, J. A., GENSEMER, R. W., WARREN, G. J. & BRANSTRATOR, D. K. (1990): *Mysis relicta* in Lake Michigan: Abundances and relationships with their potential prey, *Daphnia*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 977-983.
- LENTZ, M. (2004): Laborversuche zum Fraßverhalten von *Mysis relicta* (Lovén). Diplomarbeit, Humboldt-Universität zu Berlin.
- LINDÉN, E. & KUOSA, H. (2004): Effects of grazing and excretion by pelagic mysids (*Mysis* spp.) on the size structure and biomass of the phytoplankton community. *Hydrobiologia* 514: 73-78.
- LINDSTRÖM, M. (2000): Eye function of Mysidacea (Crustacea) in the northern Baltic Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 264: 85-101.

- LINKO, R. R., RAJASILTA, M. & HILTUNEN, R. (1992): Comparison of lipid and fatty acid composition in vendace (*Coregonus albula* L.) and available plankton feed. *Comp. Biochem. Physiol.* 103A: 205-212.
- LOVE, R. H. (1971): Dorsal aspect of an individual fish. *J. Acoust. Soc. Amer.* 49: 816-823.
- MALINEN, T., HORPPILA, J. & LILJENDAHL-NURMINEN, A. (2001): Langmuir circulations disturb the low-oxygen refuge for phantom midge larvae. *Limnol. Oceanogr.* 46: 689-692.
- MAMCARZ, A. & BLONIARZ, W. (1995): Diet of *Coregonus albula* L. in eutrophic Lake Charzykowskie (Pomerania, Poland). *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 46: 79-88.
- MAUCHLINE, J. (1980): The biology of mysids and euphausiids. *Adv. Mar. Biol.* 18: 1-369.
- MBEDI, S., WELKER, M., FASTNER, J. & WIEDNER, C. (2005): Variability of the microcystin synthetase gene cluster in the genus *Planktothrix* (Oscillatoriales, Cyanobacteria). *FEMS Microbiol. Lett.* 245: 299-306.
- MEHNER, T. & SCHULZ, M. (2002): Monthly variability of hydroacoustic fish stock estimates in a deep lake and its correlation to gill net catches. *J. Fish Biol.* 61: 1109-1121.
- MEHNER, T., SCHULZ, M. & ANWAND, K. (1999): Diurnal and seasonal variability of fish distribution in Lake Stechlin as estimated by hydroacoustic surveys. *Jahresforschungsbericht 1998, Berichte des IGB* 8: 83-92.
- MILLARD, E. S., JOHANSSON, O. E., NEILSON, M. A. & EL SHAARAWI, A. H. (2004): Long-term seasonal and spatial trends in nutrient, chlorophyll a and light attenuation in Lake Ontario. In: MUNAWAR, M. (ed.). *The state of Lake Ontario ecosystems (SOLO) – past, present and future*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- MOEN, V. & LANGELAND, A. (1989): Diurnal vertical and seasonal horizontal distribution patterns of *Mysis relicta* in a norwegian lake. *J. Plankton Res.* 11: 729-745.
- MOHAMMADIAN, M. A., HANSSON, S. & DE STASIO, B. T. (1997): Are marine planktonic invertebrates food limited? The functional response of *Mysis mixta* (Crustacea, Mysidacea) in the Baltic Sea. *Mar Ecol. Prog. Ser.* 150: 113-119.
- MOOKERJI, N., HELLER, C., MENG, H. J., BÜRGI, H. R. & MÜLLER, R. (1998): Diel and seasonal patterns of food intake and prey selection by *Coregonus* sp. in re-oligotrophicated Lake Lucerne, Switzerland. *J. Fish Biol.* 52: 443-457.
- MORGAN, M. D. (1980): Life history characteristics of two introduced populations of *Mysis relicta*. *Ecology* 61: 551-561.
- MORGAN, M. D. & THRELKELD, S. T. (1982): Size dependent horizontal migration of *Mysis relicta*. *Hydrobiologia* 93: 63-68.
- MORGAN, M. D. & BEETON, A. M. (1978): Life history and abundance of *Mysis relicta* in Lake Michigan. *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 1165-1171.
- MORGAN, M. D., THRELKELD, S. T. & GOLDMAN, C. R. (1978): Impact on the introduction of the kokanee and the opossum shrimp on a subalpine lake. *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 1572-1579.
- MOURENTE, D., TOCHER, G. & SARGENT, J. (1991): Specific accumulation of docosaehaenoic acid (22:6(n-3)) in brain lipids during development of juvenile turbot *Scophthalmus maximus* L. *Lipids* 26: 871-877.
- MÜLLER-NAVARRA, D. (1995): Evidence that a highly unsaturated fatty acid limits *Daphnia* growth in nature. *Arch. Hydrobiol.* 132: 297-307.
- MÜLLER-NAVARRA, D. C., BRETT, M. T., LISTON, A. M. & GOLDMAN, C. R. (2000): A highly unsaturated fatty acid predicts carbon transfer between primary producers and consumers. *Nature* 403: 74-77.
- MUJE, P., ÅGREN, J. J., LINDQVIST, O. V. & HÄNNINEN, O. (1989): Fatty acid composition of vendace (*Coregonus albula* L.) muscle and its plankton feed. *Comp. Biochem. Physiol.* 92: 75-79.

- NÆSJE, T. F., SAKSGÅRD, R., JENSEN, A. J. & SANDLUND, O. T. (2003): Life history, habitat utilisation, and biomass of introduced *Mysis relicta*. *Limnologica* 33: 244-257.
- NÆSJE, T. F., JONSSON, B. & SANDLUND, O. T. (1991): Habitat switch and niche overlap in coregonid fishes: effects of zooplankton abundance. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 2307-2315.
- NAPOLITANO, G. E. (1999): Fatty acids as trophic and chemical markers in freshwater ecosystems. In: ARTS, M. T. & WAINMAN, B. C. (eds.): *Lipids in freshwater ecosystems*. Springer Verlag, New York.
- NERO, R. W. & SPRULES, W. G. (1986): Zooplankton species abundance and biomass in relation to occurrence of *Mysis relicta* (Malacostraca: Mysidacea). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 420-434.
- NEWMAN, R. M. & MARTIN, F. B. (1983): Estimation of fish production rates and associated variances. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 1729-1736.
- NICKLISCH, A. (1999): Competition between the cyanobacterium *Limnithrix redekei* and some spring species of diatoms under P-limitation. *Intern. Revue Hydrobiol.* 84: 233-241.
- NICKLISCH, A. & FIETZ, S. (2001): The influence of light fluctuations on growth and photosynthesis of *Stephanodiscus neoastrea* (diatom) and *Plankthotrix agardhii* (cyanobacterium). *Arch. Hydrobiol.* 151: 141-156.
- ODUM, E. P. (1999): *Ökologie. Grundlagen, Standorte, Anwendung*. Thieme Verlag Stuttgart.
- ODUM, H. T. (1957): Trophic structure and productivity of Silver springs, Florida. *Ecol. Monogr.* 27: 55-112.
- OECD – ORGANIZATION FOR ECONOMIC COOPERATION AND DEVELOPMENT (1982): *Eutrophication of waters – monitoring, assessment and control*. Paris.
- OHLE, W. (1934): Chemische und physikalische Untersuchungen norddeutscher Seen. *Arch. Hydrobiol.* 26: 386-464 und 583-658.
- PADISÁK, J. & ADRIAN, R. (1999): Biovolumen und Biomasse. In: VON TÜMPLING, W. & FRIEDRICH, G. (Hrsg.): *Methoden der Biologischen Wasseruntersuchungen 2: Biologische Gewässeruntersuchungen*. Gustav Fischer Verlag, Jena, 334-338.
- PADISÁK, J., KRIENITZ, L. & SCHEFFLER, W. (1999): Phytoplankton. In: VON TÜMPLING, W. & FRIEDRICH, G. (Hrsg.): *Methoden der Biologischen Wasseruntersuchungen 2: Biologische Gewässeruntersuchungen*. Gustav Fischer Verlag, Jena, 35-53.
- PAULI, H.-R. (1989): A new model to estimate individual dry weights of rotifers. *Hydrobiologia* 186/187: 355-361.
- PAULY, D. & CHRISTENSEN, V. (1995): Primary production required to sustain global fisheries. *Nature* 374: 255-257.
- PETERS, R. H. (1984): Methods for the study of feeding, grazing and assimilation by zooplankton. In: DOWNING, J. A. & RIGLER, F. H. (eds.): *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters*. IBP Handbook 17. Blackwell, Oxford.
- PLATH, K. (1998): Adaptive feeding behaviour of *Daphnia magna* in response to short-term starvation. *Limnol. Oceanogr.* 43: 593-599.
- PORTER, K. G. & McDONOUGH, R. (1984): The energetic cost of response to blue-green algae filaments by cladocerans. *Limnol. Oceanogr.* 29: 365-369.
- POTHOVEN, S. A., FAHNENSTIEL, G. L. & VANDERPLOEG, H. A. (2004): Spatial distribution, biomass and population dynamics of *Mysis relicta* in Lake Michigan. *Hydrobiologia* 522: 291-299.
- POTHOVEN, S. A., FAHNENSTIEL, G. L., VANDERPLOEG, H. A. & LUTTENTON, M. (2000): Population dynamics of *Mysis relicta* in southeastern Lake Michigan, 1995-1998. *J. Great Lakes Res.* 26: 357-365.

- QUIRT, J. & LASENBY, D. (2002): Cannibalism and ontogenetic changes in the response of the freshwater shrimp *Mysis relicta* to chemical cues from conspecific predators. *Can. J. Zool.* 80: 1022-1025.
- RICHTER, W. M. (1983): Zum Sauerstoffhaushalt der Gewässer der Feldberger Seenplatte an Hand ausgewählter sommerlicher Tiefenprofile seit 1924 bzw. 1962. Teil 2: Zansen, Wootzen, Carwitzer See, Dreetz und Krüselin. *Acta hydrochim. Hydrobiol.* 11: 59-73.
- RICHTER, W. M. (1982): Zum Sauerstoffhaushalt der Gewässer der Feldberger Seenplatte an Hand ausgewählter sommerlicher Tiefenprofile seit 1924 und 1962. Teil 1: Haussee, Breiter Luzin, Schmäler Luzin. *Acta hydrochim. hydrobiol.* 10: 611-622.
- RICHTER, W. M. (1977): Ein erster Schritt auf dem Wege zur Sanierung der Feldberger Seen. *Naturschutzarbeit Mecklenburg* 20(3): 49-52.
- RICHTER, W. M. (1971): Totenschein für oligotrophe Seen? Bedenklicher Veränderungen der Wasserqualität der Feldberger Seen. *Naturschutzarbeit in Mecklenburg* 14: 29-36.
- RIEMAN, B. E. & FALTER, C. M. (1981): Effects of the establishment of *Mysis relicta* on the macrozooplankton of a large lake. *Trans. Am. Fish. Soc.* 110: 613-620.
- ROCHA, O. & DUNCAN, A. (1985): The relation between cell carbon and cell volume in freshwater algal species used in zooplanktonic studies. *J. Plankton Res.* 7: 279-294.
- SALONEN, K., SARVALA, J., HAKALA, I. & VILJANEN, M.-L. (1976): The relation of energy and organic carbon in aquatic invertebrates. *Limnol. Oceanogr.* 21: 724-730.
- SARVALA, J., VENTELÄ, A. M., HELMINEN, H., HIRVONEN, A., SAARIKARI, V., SALONEN, S. & VUORIO, K. (1998): Relations between planktivorous fish abundance, zooplankton and phytoplankton in three lakes of differing productivity. *Hydrobiologia* 363: 81-95.
- SCHARF, J. & KOSCHEL, R. (2005): Food composition and selectivity of *Mysis relicta* (LOVÉN) in Lake Breiter Luzin. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 29: 208-211.
- SCHARF, J. & KOSCHEL, R. (2004): Distribution, abundance and life history of *Mysis relicta* (LOVÉN) in the Feldberg Lake District, Germany. *Limnologica* 34: 199-212.
- SCHMIDT, W. (1997): Das Feldberger Seengebiet. – Werte der deutschen Heimat 57. Weimar.
- SCHULTZ, H. (1992): Bestandsgröße, Wachstum und Zooplanktonkonsum der Kleinen Maräne (*Coregonus albula*) und anderer Fischarten im Arendsee. *Limnologica* 22: 355-373.
- SCHULZ, M. (1999): Der Einfluß der Kleinen Maräne (*Coregonus albula* L.) auf die Populationsdynamik von *Bosmina longirostris* (O. F. Müller, 1785) im oligotrophen Stechlinsee. Diplomarbeit, Universität Bonn.
- SCHULZ, M., FREYHOF, J., SAINT-LAURENT, R., ØSTBYE, K., MEHNER, T. & BERNATCHEZ, L. (2006): Evidence of independent origin of two spring-spawning ciscoes (Salmoniformes: Coregonidae) in Germany. *J. Fish Biol.* 68A: 119-135.
- SCHULZ, M., KOSCHEL, R., REESE, C. & MEHNER, T. (2004): Pelagic trophic transfer efficiency in an oligotrophic, dimictic deep lake (Lake Stechlin, Germany) and its relation to fisheries yield. *Limnologica* 34: 264-273.
- SCHULZ, M. & FREYHOF, J. (2003): *Coregonus fontanae*, a new spring-spawning cisco from Lake Stechlin, northern Germany (Salmoniformes: Coregonidae). *Ichthyol. Explor. Freshwaters* 14: 209-216.
- SCHULZ, M., KASPRZAK, P., ANWAND, K. & MEHNER, T. (2003): Diet composition and food preference of vendace (*Coregonus albula* (L.)) in response to seasonal zooplankton succession in Lake Stechlin. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 58: 215-226.
- SCHWÖRBEL, J. (1989): Methoden der Hydrobiologie. Süßwasserbiologie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

- SHEA, M. A. & MAKAREWICZ, J. C. (1989): Production, biomass and trophic interactions of *Mysis relicta* in Lake Ontario. J. Great Lakes Res. 15: 223-232.
- SHERMAN, R. K., LASENBY, D. C. & HOLLETT, L. (1987): Influence of oxygen concentration on the distribution of *Mysis relicta* LOVÉN in a eutrophic lake. Can. J. Zool. 65: 2646-2650.
- SIVONEN, K. & JONES, G. (1999): Cyanobacterial toxins. In: CHORUS, I. & BARTRAM, J. (Hrsg.). Toxic Cyanobacteria in Water. Guide to their public health consequences, monitoring and management. WHO, E & FN Spon, London, 41-111.
- SKURDAL, J. HESSEN, D. O. & BERG, D. (1985): Food selection and vertical distribution of pelagic whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) in Lake Tyrifjorden, Norway. Fauna Norv. Ser. A6: 18-23.
- SOLOMON, M. E. (1949): The natural control of animal populations. J. Anim. Ecol. 18: 1-35.
- SOMMER, U. (1994): Planktologie. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- SPENCER, C. N., POTTER, D. S., BUKANTIS, R. T. & STANFORD, J. A. (1999): Impact of predation by *Mysis relicta* on zooplankton in Flathead Lake, Montana, USA. J. Plankton Res. 21: 51-64.
- SPENCER, C. N., MCCLELLAND, B. R. & STANFORD, J. A. (1991): Shrimp stocking, salmon collapse, and eagle displacement – cascading interactions in the food web of a large aquatic ecosystem. BioScience 41: 14-21.
- SPITZE, K. (1985): Functional response of an ambush predator: *Chaoborus americanus* predation on *Daphnia pulex*. Ecology 66: 938-949.
- STAFFORD, C. P., STANFORD, J. A., HAUER, F. R. & BROTHERS, E. B. (2002): Changes in Lake Trout growth associated with *Mysis relicta* establishment: a retrospective analysis using otoliths. Trans Am. Fish. Soc. 131: 994-1003.
- STANLEY-SAMUELSON, D. W. (1994a): Assessing the significance of prostaglandins and other eicosanoids in insect physiology. J. Insect Physiol. 40: 3-11.
- STANLEY-SAMUELSON, D. W. (1994b): The biological significance of prostaglandins and related eicosanoids in invertebrates. Am. Zool. 34: 589-598.
- STOCKWELL, J. D. & JOHANNSSON, O. E. (1997): Temperature-dependent allometric models to estimate zooplankton production in temperate freshwater lakes. Can. J. Aquat. Sci. 54: 2350-2360.
- STRICKLAND, J. D. H. & PARSONS, T. R. (1968): A practical handbook of seawater analysis. Bull. Fish. Res. Bd. Canada 167.
- SYDÄNOJA, A. HELMINEN, H. & SARVALA, J. (1995): Vertical migration of vendace (*Coregonus albula*) in a thermally stratified lake (Pyhäjärvi, SW Finland). Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 46: 277-286.
- SZLAUER, L. (1986): Investigations upon ability in plankton crustacea to escape the net. Pol. Arch. Hydrobiol. 15: 79-86.
- THIENEMANN, A. (1933): *Coregonus albula lucinensis*, eine Tiefenform der Kleinen Maräne aus einem norddeutschen See. (Zugleich ein Beitrag zur Rassenbildung bei *Coregonus albula*). Z. Morph. Ökol. Tiere 27: 654-683.
- THIENEMANN, A. (1928): Die Reliktkrebse *Mysis relicta*, *Pontoporeia affinis*, *Pallasea quadrispinosa* und die von ihnen bewohnten norddeutschen Seen. Arch Hydrobiol. 19: 521-582.
- THIENEMANN, A. (1925): *Mysis relicta*. Z. Morph. Ökol. Tiere 3: 389-440.
- UHLMANN, D. (1961): Wissenschaftliche Bedeutung und gegenwärtiger Zustand der Feldberger Seen. Naturschutzarbeit in Mecklenburg 4: 52-65.
- UTHERMÖHL, D. (1958): Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplanktonmethodik. Mitt. Int. Ver. Limnol. 9: 1-38.

- VÄINÖLÄ, R., RIDDOCH, B. J., WARD, R. D. & JONES, R. I. (1994): Genetic zoogeography of the *Mysis relicta* species group (Crustacea: Mysidacea) in northern Europe and North America. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 1490-1505.
- VIHERLUOTO, M. (2001): Food selection and feeding behaviour of Baltic Sea mysid shrimps. *W & A. de Nottbeck Foundation Sci. Rep.* 23: 1-35.
- VIHERLUOTO, M. & VIITASALO, M. (2001): Effect of light on the feeding rates of pelagic and littoral mysid shrimps: a trade-off between feeding success and predation avoidance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 261: 237-244.
- VIHERLUOTO, M., KUOSA, H., FLINKMAN, J. & VIITASALO, M. (2000): Food utilisation of pelagic mysids, *Mysis mixta* and *Mysis relicta*, during their growing seasons in the northern Baltic Sea. *Mar. Biol.* 136: 553-559.
- VILJANEN, M. (1983): Food and food selection of cisco (*Coregonus albula* L.) in a dysoligotrophic lake. *Hydrobiologia* 101: 129-138.
- VON ELERT, E. & STAMPFL, P. (2000): Food quality for *Eudiaptomus gracilis*: the importance of particular highly unsaturated fatty acids. *Freshw. Biol.* 45: 189-200.
- VON TÜMLING, W. & FRIEDRICH, G. (Hrsg.) (1999): Methoden der Biologischen Wasseruntersuchungen 2: Biologische Gewässeruntersuchungen. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- WACKER, A., BECHER, P. & VON ELERT, E. (2002): Food quality effects of unsaturated fatty acids on larvae of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *Limnol. Oceanogr.* 47: 1242-1248.
- WATANABE, T. (1982): Lipid nutrition in fish. *Comp. Biochem. Physiol.* 73: 244-251.
- WATERSTRAAT, A. (1990): Ökologische Untersuchungen an Populationen der Kleinen Maräne (*Coregonus albula* L.) im Breiten Luzin (Bezirk Neubrandenburg). *Fortschr. Fisch.wiss.* 9: 93-104.
- WATERSTRAAT, A. (1988): Zur Verbreitung und Ökologie der Reliktkrebse *Mysis relicta* (LOVÉN), *Pallasea quadrispinosa* (SARS), und *Pontoporeia affinis* (LINDSTROM). *Arch. Nat.schutz Landsch.forsch. Berlin* 28: 121-137.
- WATERSTRAAT, A., KRAPPE, M., RIEL, P. & RUMPF, M. (2005): Habitat shifts of *Mysis relicta* (Decapoda, Mysidacea) in the lakes Breiter and Schmäler Luzin (NE Germany). *Crustaceana* 78: 685-699.
- WATERSTRAAT, A., KRAPPE, M., RUMPF, M., RIEL, P., KOSCHEL, R., CASPER, P., GINZEL, G., GONSIORCZYK, T., KASPRZAK, P., KRIENITZ, L., MEHNER, T., SCHARF, J., SCHULZ, M., THOMAS, M., KOTUSZ, J., KUSNIERZ, J., WITKOWSKI, A. (2003): Voruntersuchung zum Erprobungs- und Entwicklungsvorhaben „Schutz der gefährdeten glazialen Reliktfauna der nährstoffarmen Feldberger Seen durch einen ganzheitlichen Gewässerschutz“ (REFUG). Endbericht. GNL Kratzburg, IGB Neuglobsow, Universität Wrocław.
- WEILER, W. (2001): Die Relevanz von Fettsäuren in der Ernährung von Daphnien. Dissertation, Humboldt-Universität zu Berlin.
- WERNER, E. E. & HALL, D. J. (1974): Optimal foraging and size selection of prey by bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 55: 1042-1052.
- WILLÉN, E. (1976): A simplified method of phytoplankton counting. *Br. Phycol. J.* 11: 265-278.
- WINBERG, G. G. (1971): Symbols, units and conversion factors in studies of fresh water productivity. IBP Central Office, London.
- WIRTH, M. & STEFFENS, W. (1998): Seasonal changes in lipid content and fatty acid composition of vendace (*Coregonus albula*) and its plankton food. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 50: 143-150.
- ZETTLER, M. L. (2002): Crustaceologische Neuigkeiten aus Mecklenburg-Vorpommern. *Arch. Freunde Naturg. Mecklb.* 41: 15-36.

## Danksagung

- Prof. Dr. Rainer Koschel möchte ich an dieser Stelle für die Überlassung des interessanten Projektes danken. Mit seinem Blick für das Wesentliche hat er stets auf klare Strukturen geachtet und mich mit zahlreichen Anregungen und konstruktiver Kritik sehr in meiner Arbeit unterstützt.
- Dr. Peter Kasprzak danke ich für viele Hilfestellungen und für seine ständige Bereitschaft für fachliche Gespräche und Ratschläge.
- PD Dr. Thomas Mehner war ein wichtiger Ratgeber bei der Auswertung und Interpretation der Daten. Für seine wertvollen Hinweise und Kritiken bin ich sehr dankbar.
- Ein ganz besonderer Dank gilt Marén Lentz für die gute Zusammenarbeit beim „Mysis-Mägenpulen“, bei der Analyse des Zooplanktons sowie bei der Betreuung der Versuchstiere und Kulturen. Vor allem möchte ich mich für ihr Engagement und Durchhaltvermögen in der Klimakammer bedanken, für zahlreiche Vorversuche und für ihren Beitrag zu den Ergebnissen der Fraßexperimente.
- Manfred Wirth möchte ich meinen Dank für die Einführung in die Geheimnisse der Fettsäureanalytik und in den Umgang mit dem Gaschromatographen aussprechen.
- Dr. Michael Schulz möchte ich ganz herzlich für seine vielfältige Unterstützung danken, vor allem für die große Hilfe bei der Diskussion der Ergebnisse, die unermüdliche Durchsicht des Manuskripts und viele, viele Aufmunterungen.
- Dr. Kirsten Pohlmann sei für ihre Offenheit für Fragen und Hilfestellungen gedankt, besonders für die ein oder andere Statistik-Nachtschicht.
- Für die Unterstützung bei zahlreichen und umfangreichen Arbeiten im Freiland und im Labor danke ich ganz ausdrücklich Johanna Dalchow, Roman Degebrodt, Christian Helms, Ralf Jährling, Holger Koschel, Dr. Martin Krappe, Marén Lentz, Uta Mallok, Tilo Mildebrath, Reingard Rossberg, Michael Sachtleben, Adelheid Scheffler, Alexander Türck, Monika Valentin und Dr. Arno Waterstraat.
- Für das Korrekturlesen von Teilen dieser Arbeit möchte ich mich bei Dr. Michael Schulz, Dr. Gerlinde Wauer, Renate Hainsch, Ingrid Brenner, Dr. Kirsten Pohlmann und Katrin Wolf bedanken.
- Magdalena Sieber und Ute Hentschel danke ich für die vielen Literaturkopien.
- Bei Dr. Charles Madenjian möchte ich mich für die Suche und Bereitstellung von Literatur zum Lake Michigan bedanken.
- Für die Lösung von Computerproblemen bedanke ich mich bei Johannes Hochschild, Astrid Voss, Peter Casper und Reingard Rossberg.
- Allen Mitarbeitern der Abteilung Limnologie Geschichteter Seen des Leibniz-Instituts für Gewässerökologie und Binnenfischerei möchte ich für die angenehme Arbeitsatmosphäre und viele schöne Stunden während meiner Zeit in Neuglobsow danken.
- Familie Dalchow sorgte dafür, dass auch in meiner Freizeit immer eine Herausforderung auf mich wartete und mir den nötigen Abstand und Ausgleich zu meiner Arbeit brachte. Für die herzliche Aufnahme in Burow und die schöne Zeit, danke.
- Meiner gesamten Familie möchte ich ganz besonders für die große Unterstützung während meiner Doktorandenzeit danken. Ausdrücklicher Dank geht dabei an Achim Scharf, Ingrid Brenner und Daniel Scharf für Kost und Logis in den letzten Monaten der Fertigstellung dieser Arbeit.
- Rainald von Dassel danke ich von ganzem Herzen für seinen Beistand und sein Verständnis besonders in der Endphase dieser Arbeit.

## Veröffentlichungen und Tagungsbeiträge

### Publikationen:

- i. SCHARF, J. & KOSCHEL, R. (2005): Food composition of *Mysis relicta* (LOVÉN) in Lake Breiter Luzin. Verh. Internat. Verein. Limnol. 29: 208-211.
- i. SCHARF, J. & KOSCHEL, R. (2004): Distribution, abundance, and life history of *Mysis relicta* (LOVÉN) in the Feldberg Lake District, Germany. Limnologica 34: 199-212.
- ii. BISLER, K. & SCHARF, J. (2003): Die Fischfauna als Qualitätsmerkmal der EU-Wasserrahmenrichtlinie. Wasser & Boden 5: 4-8.

### Vorträge und Poster:

- i. SCHARF, J. (2005): Das große Fressen – Ernährungsverhalten und trophische Rolle von Mysidacea am Beispiel von *Mysis relicta*. 4. Meeting des Arbeitskreises aquatische Neozoen, Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg, 15.04.2005, Karlsruhe. (eingeladener Vortrag)
- ii. SCHARF, J. & KOSCHEL, R. (2004): *Mysis relicta* im Feldberger Seengebiet; Vorkommen, Abundanz und Nahrungswahl. DGL Jahrestagung, 20.09.-24.09.2004, Potsdam. (Vortrag)
- iii. SCHARF, J. & KOSCHEL, R. (2004): Distribution, abundance and food composition of *Mysis relicta* in the Feldberg Lake District, Germany. SIL Congress, 08.08.-14.08.2004, Lahti, Finnland. (Vortrag)
- iv. SCHARF, J., KRAPPE, M., KOSCHEL, R. & WATERSTRAAT, A. (2003): Die Nahrungszusammensetzung der Kleinen Maräne (*Coregonus albula* und *C. lucinensis*) im Breiten Luzin (Mecklenburg-Vorpommern). Tagung der Gesellschaft für Ichthyologie e. V. (GfI), 09.10.-11.10.2003, Stralsund. (Poster)
- v. SCHARF, J. & KOSCHEL, R. (2002): *Mysis relicta* im pelagischen Nahrungsnetz des Breiten Luzin (Mecklenburg-Vorpommern). DGL Jahrestagung, 30.9-4.10.2002, Braunschweig. (Vortrag)
- vi. SCHARF, J., WIRTH, M. & KOSCHEL, R. (2002): *Mysis relicta* and *Coregonus albula* in the pelagic food web of Lake Breiter Luzin (Germany). International Symposium on the Biology and Management of Coregonid Fishes, 26.-29.8.2002, Rovaniemi, Finnland. (Poster)

Braunschweig, 26.09.2006



## **Erklärung**

Hiermit erkläre ich, die Dissertation selbständig und nur unter Verwendung der angegebenen Hilfen und Hilfsmittel angefertigt zu haben.

Ich versichere, dass die Dissertation bisher weder in Teilen noch als Ganzes einem Promotionsverfahren zugrunde lag.

Ich habe anderwärts keinen Promotionsantrag gestellt und besitze keinen entsprechenden Doktorgrad.

Ich erkläre die Kenntnisnahme der dem Verfahren zugrunde liegenden Promotionsordnung der Landwirtschaftlich-Gärtnerischen Fakultät der Humboldt-Universität zu Berlin.

Braunschweig, 26.09.2006